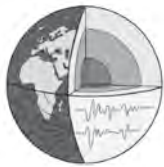
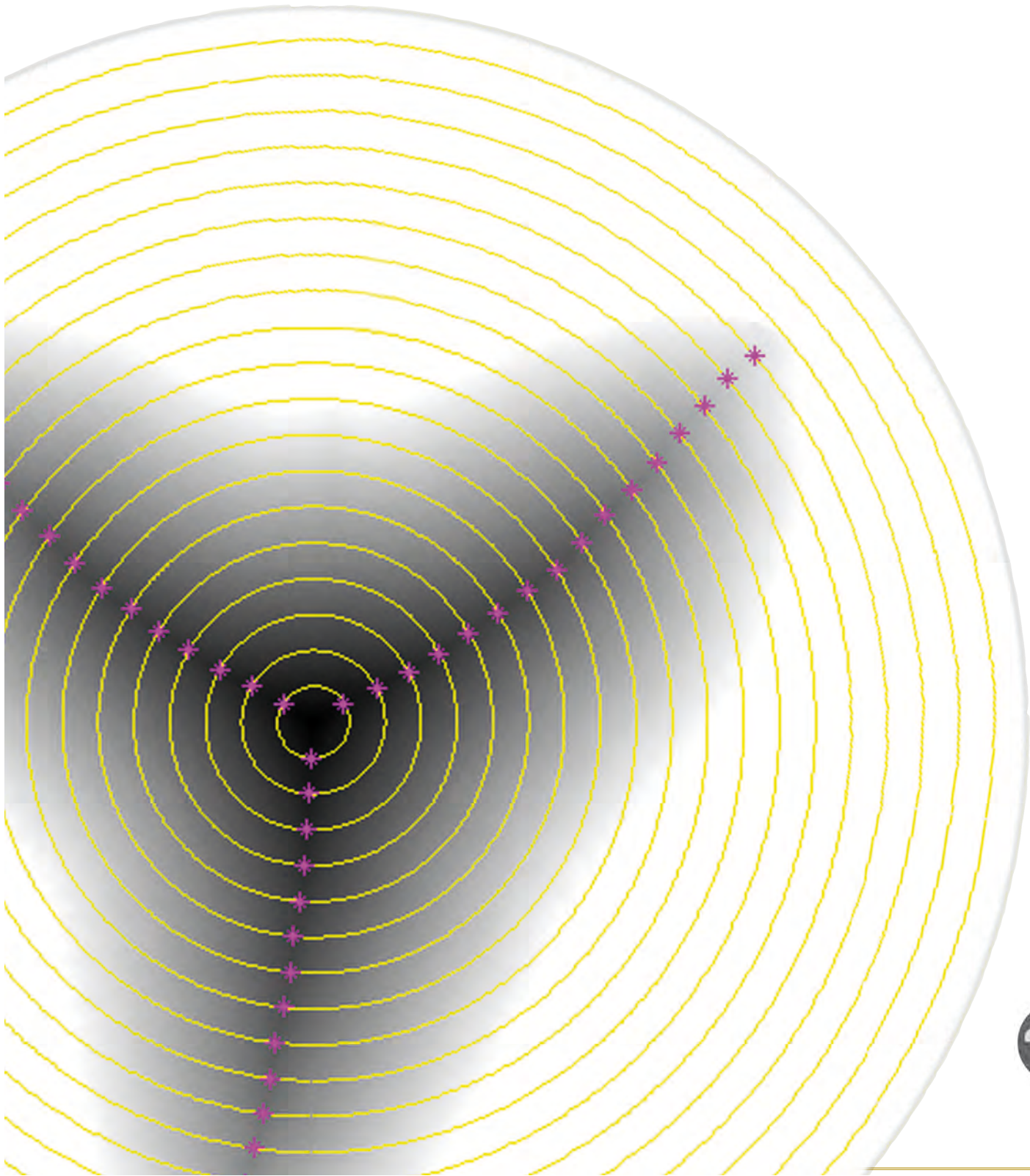


Ronny M. Leder – Morphometrische Analyse der Kieferbezahnung fossiler wie rezenter carcharhinider Selachier

Ronny M. Leder

**Morphometrische Analyse der Kieferbezahnung
fossiler wie rezenter carcharhinider
Selachier**



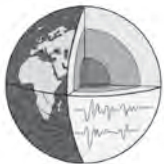


Ronny M. Leder – Morphometrische Analyse der Kieferbezahnung fossiler wie rezenter
carcharhinider Selachier

Coverabbildung: grafische Darstellung der Distanztransformation in Ringstafelung des zweiten Un-
terkieferzahnes von *Carcharhinus leucas*, Sammlungsnummer US 232797, National Museum of Natural
History Smithsonian Institution Washington D.C.

Druck: DDF Tino Hemmann - Steffen Vieck GbR, Werkstättenstraße 31 (Halle K), 04439 Leipzig

Institut für Geophysik & Geologie
Universität Leipzig, 2014



MORPHOMETRISCHE ANALYSE DER KIEFERBEZAHNUNG
FOSSILER WIE REZENTER CARCHARHINIDER
SELACHIER

.....

Der Fakultät für Physik und Geowissenschaften
der Universität Leipzig
eingereichte

DISSERTATION

zur Erlangung des akademischen Grades

DOKTOR RERUM NATURALIUM

(Dr. rer. nat.)

vorgelegt von

Diplom-Geologe Ronny Maik Leder

geboren am 30.03.1977 in Ilmenau

Gutachter: Prof. Dr. Arnold Müller (Universität Leipzig)
Prof. Dr. Jürgen Kriwet (Universität Wien)
Prof. Dr. Helmut Keupp (Freie Universität Berlin)

Tag der Verleihung: 21. Juli 2014



MORPHOMETRISCHE ANALYSE DER KIEFERBEZAHNUNG
FOSSILER WIE REZENTER CARCHARHINIDER
SELACHIER

Der Fakultät für Physik und Geowissenschaften
der Universität Leipzig
eingereichte

DISSERTATION

zur Erlangung des akademischen Grades

DOKTOR RERUM NATURALIUM

(Dr. rer. nat.)

vorgelegt von

Diplom-Geologe Ronny Maik Leder

geboren am 30.03.1977 in Ilmenau

Leipzig, den 07. 03. 2014





Bibliographische Beschreibung

Leder, Ronny, Maik

Morphometrische Analyse der Kieferbezahnung fossiler wie rezenter carcharhinider Selachier

Universität Leipzig, Dissertation

398 S., 184 Lit., 145 Abb., 3 Tab., 46 Taf.

Referat

Die morphologische Variabilität dentaler Strukturen, bei Haien der Familie der Carcharhinidae, ist sowohl innerhalb als auch zwischen den Arten unzureichend erforscht. Ohne Kenntnis der artspezifischen Parameter ist eine genaue taxonomische Klassifizierung von fossilen Haien anhand der Zähne jedoch unmöglich. Die umfassende Analyse der dentalen Strukturen rezenter carcharhinider Haie nach artspezifischen Merkmalen wurde genutzt, um die Ergebnisse auf die nächsten fossilen Verwandten zu übertragen. Besonderes Augenmerk galt darüber hinaus dem morphologischen Vergleich fossiler Zähne westatlantischer und zentralasiatischer Herkunft. Es wurde ein morphometrisches Analyseverfahren entwickelt, dass entgegen bestehender Methoden, gänzlich auf manuelle Datengewinnung verzichtet. Für die neue Methode der automatisierten algorithmischen Morphometrie (AAM) wurden erstmals, anhand von 2340 Einzelzähnen von 112 Individuen aus 41 Arten rezenter Carcharhinidae, die wesentlichen artspezifischen Merkmalskomplexe definiert und in ein Analyseprogramm samt Datenbank übertragen. Die Einzeluntersuchung der einzelnen Spezies nach Gesichtspunkten ontogenetischer, sexueller bzw. monodignather Heterodontie sowie intra- und interspezifischer Varianz der Zahnmorphologie zeigte, dass carcharhinide Haie allein mit Hilfe zahnmorphologischer Merkmale identifiziert werden können und diese Merkmale für systematische Zwecke geeignet sind. Der Erfolg der systematischen Zuordnung steht aber in direkter Abhängigkeit zur Zahnposition und zur betrachteten Spezies. Der Einfluss der Heterodontie auf die taxonomische Aussagekraft ist mitunter enorm, so dass die Eindeutigkeit der taxonomischen Klassifizierung stark begrenzt wird. Es existiert eine enorme Bandbreite an morphologischen Überschneidungen und Durchdringungen, sowohl innerhalb der Arten als auch art- bzw. gattungsübergreifend. Beim Vergleich allein anhand einzelner Zähne, sowohl fossiler als auch rezenter Herkunft, ist es in vielen Fällen nicht feststellbar, ob noch innerartliche Varianz oder bereits artliche Differenz vorliegt. Aus den Erkenntnissen der morphometrischen Analyse und deren Übertragung auf die fossilen Belege, ergab sich die Notwendigkeit, fossile Zähne carcharhinider Haie zukünftig, neben dem bestehenden deskriptiven Verfahren der Taxonomie, zusätzlich funktionsmorphologisch zu beurteilen. Dazu wurden erstmals sechs funktionsmorphologische Gruppen definiert, mit deren Hilfe vor allem ökologische Schlussfolgerungen bei der Bewertung fossiler Zähne möglich sind.





Inhaltsverzeichnis

Kapitel I

Einführung zum Thema und wissenschaftlicher Hintergrund

1.	Einführung.....	8
2.	Forschungsstand.....	9
2.1.	Diversität und Systematik carcharhinider Haie.....	9
2.2.	Fossilbericht und Zoogeografie carcharhinider Haie.....	11
2.3.	Evolution und Radiation carcharhinider Haie.....	13
3.	Definition des Arbeitsgebietes und Formulierung der zentralen Kernfragen.....	14
3.1.	Zwischenfazit.....	14
3.2.	Evaluation der phylogenetischen und taxonomischen Bedeutung der zahnmorphologischen Merkmale.....	16
4.	Grundlagen der Morphometrie.....	18
4.1.	Grundlagen und Entwicklung geometrischer Morphometrie.....	18
4.1.1.	Überblick zur Verfahrensweise.....	18
4.1.2.	Die Hauptkomponentenanalyse oder Principal Component Analysis (PCA).....	20
4.1.3.	Diskriminanzanalyse.....	21
4.1.4.	Die Kanonische Korrelation oder Canonical Variates Analysis (CVA).....	22
4.2.	Homologisierung von Formdaten	23
4.2.1.	Größenkorrektur.....	23
4.2.2.	Konturbasierte Methoden.....	24
4.2.3.	Landmark-Methoden.....	24
4.2.4.	Kendall's Formraum.....	27
4.2.5.	SlidingSemilandmark.....	30
5.	Anwendung morphometrischer Analysen bei der Kieferbezeichnung von Selachiern.....	30
5.1.	Anwendung von SPCA (Sheared Principal Component Analysis) auf <i>Carcharhinus brevipinna</i> und <i>Carcharhinus limbatus</i>	30
5.2.	PCA-Identifizierung isolierter Zähne der Gattung <i>Carcharhinus</i>	34
5.3.	Sliding Landmark Analyse von isolierten Zähnen der Gattung <i>Rhizoprionodon</i>	43
5.4.	Kombination von PCA Analysen, Goodall's F-Test und CVA bei der morphometrischen Analyse fossiler wie rezenter Vertreter der Gattung <i>Isurus</i>	49

Kapitel II

Aufgabenstellung, Material und Methodik

1.	Schlussfolgerungen aus den betrachteten morphometrischen Verfahren.....	53
1.1.	Problemfaktor Mensch.....	53
1.2.	Test der Genauigkeit manueller Landmarksetzung.....	54
1.3.	Problem variabler Zahnanzahl pro Kiefer.....	56
1.4.	Schlussfolgerungen für die vorliegende Arbeit.....	56





2. Zahnmorphologische Analyse.....	57
2.1. Datenakquise.....	57
2.2. Präparationsmethodik.....	59
2.3. Digitale Aufnahme der Objekte und grafische Aufbereitung der Bilddaten.....	61

Kapitel III

Systematik

1. Vorüberlegungen zur Zahnmorphologie carcharhinider Haie.....	65
2. Taxonomie der untersuchten Spezies	65
2.1. Die rezenten Carcharhinidae.....	67
2.2. Die fossilen Carcharhinidae.....	123

Kapitel IV

Merkmalsextraktion und Überführung in eine automatisierte algorithmische Morphometrie (AAM)

1. Ableitung der für die generische Zuordnung wesentlichen morphologischen Merkmale.....	145
1.1. Vorüberlegungen.....	145
1.2. Ableitung des morphologischen Merkmalskomplexes.....	149
1.3. Die Grundidee.....	152
1.4. Mathematische Ableitung der Sternform.....	154
1.5. Lagenormierung.....	155
2. Merkmalsextraktion.....	156
2.1. Die Spezifizierung des Merkmalsvektors.....	157
2.2. Datengrundlage Distanztransformation.....	158
2.3. Koordinatentransformation.....	160
2.4. Neukonzeption der Nachbarschaftsbeziehung.....	163
2.5. Werteextraktion.....	165
2.6. Lokalisierung der (lokalen) Maxima.....	166
2.7. Clustering der Extrema.....	170
2.8. Abgeleitete Merkmale.....	172
2.8.1 Das Merkmal Proportion.....	172
2.8.2 Krümmung der Randkontur.....	173
2.8.3 Unterstützende Merkmale.....	179
2.9. Testlauf und Modifikationen.....	181
3. Ausgabewerte der AAM.....	184
4. Merkmalsinterpretation.....	185
4.1. Bauelemente der Datenbank.....	187
4.2. Problemspezifische Merkmalsauswahl.....	188
4.3. Zusammensetzung des Merkmalsvektors.....	190
4.4. Distanzmessung der Einzelmerkmale.....	191





Kapitel V

Ergebnisse und Auswertungen der AAM-Analyse

1. Merkmalsanalyse rezenter carcharhinider Selachierzähne mit Hilfe der AAM.....	196
1.1. Vorüberlegungen zur AAM-Klassifizierung.....	196
1.2. Morphometrische Großgruppenanalyse.....	203
1.2.1. Die Leucas-Gruppe.....	203
1.2.2. Die Macloiti-Gruppe.....	215
1.2.3. Die Sealei-Gruppe.....	226
1.2.4. Die Acronotus-Gruppe.....	236
1.2.5. Die Melanopterus-Gruppe.....	245
1.2.6. Die Isodon-Gruppe.....	254
1.2.7. Die Cuvier-Gruppe.....	263
1.2.8. Die Rhizoprionodon-Gruppe.....	268
1.3. Zusammenfassung der Ergebnisse aus der morphometrischen Großgruppenanalyse.....	279
2. AAM-Klassifikation rezenter Carcharhinidenzähne	280
2.1. Auswertung der AAM-Klassifikation rezenter Carcharhinidenzähne.....	282
2.2. Zusammenfassung.....	313
3. AAM-Klassifikation fossiler Carcharhinidenzähne.....	314
3.1. Klassifikation der einzelnen Fossilgattungen.....	314
3.2. Fazit	322
4. Schlussfolgerungen aus den zahnmorphologischen Untersuchungen.....	324
4.1. Allgemeine Schlussfolgerungen.....	324
4.2. Vorschlag eines funktionsmorphologischen Klassifikationsprinzipes für fossile carcharhinide Selachier.....	325

Kapitel VI

Allgemeine Zusammenfassung und Ausblick

1. Zusammenfassung.....	328
2. Ausblick.....	330
3. Fehlerbetrachtung.....	331
<hr/>	
Danksagung.....	332
Literaturverzeichnis.....	334
Tafelanhang	346
Appendix 1: Liste fossiler Carcharhinidae.....	392
Appendix 2: Liste verwendeter Abkürzungen.....	398

Eigenständigkeitserklärung

Curriculum Vitae

CD-Rom mit Analyseprogramm und Bilddaten aller untersuchten Zähne







Kapitel I

Einführung zum Thema und wissenschaftlicher Hintergrund



1. Einführung

Die Requiemhaie (Carcharhinidae) stellen mit etwa 58 Arten eine der größten und vielfältigsten Gruppen innerhalb der Neoselachier, sowohl in Bezug auf die biologische Vielfalt, als auch auf Fülle und Biomasse dar. Trotzdem ist ihre Entwicklung im Laufe des Känozoikums unzureichend verstanden. Ein Grund für diese Tatsache ist, dass art- wie populationspezifische Besonderheiten der Physiologie, vor allem aber der Zahnmorphologie, noch nicht in ausreichendem Maße untersucht und definiert sind. Die morphologische Variabilität dentaler Strukturen innerhalb und zwischen den Arten ist unzureichend erforscht. Ohne Kenntnis der artspezifischen Parameter ist eine genaue taxonomische Klassifizierung von fossilen Haien anhand der Zähne jedoch unmöglich. Die umfassende Analyse der dentalen Strukturen rezenter carcharhinider Haie nach artspezifischen Merkmalen kann hierbei als Hilfsmittel dienen, um die Ergebnisse auf die nächsten fossilen Verwandten zu übertragen. Entsprechende Erkenntnisse würden die Forschung an fossilen Haien wesentlich vereinfachen und könnten erstmals klare Rahmenbedingungen für die taxonomische Beurteilung fossiler Zähne setzen. Ein weiterer Grund für das unzureichende Verständnis ist die vergleichsweise schlechte Datenlage fossiler Belege känozoischer Carcharhinidae in Eurasien, Zentralasien und Japan, im Vergleich zu Europa und Amerika. Mehr Exemplare und komplette fossile Zahnsets in weiter Bandbreite aus Asien und dem Indopazifik, bieten hohes Potenzial die Radiation und Entwicklung dieser Haifamilie im Allgemeinen und die biogeographischen Beziehungen zwischen asiatischen, mitteleuropäischen und amphiamerikanischen Faunen besser zu verstehen. Geeignetes Material ist in verschiedenen Sammlungen, wie auch der Geologisch-Paläontologischen Sammlung der Universität Leipzig vorhanden, muss aber noch in den systematisch-taxonomischen Rahmen eingebunden werden. Weiterhin ist eine kritische Prüfung der bestehenden Hypothesen phylogenetischer Muster sehr wichtig, um das Verständnis von der Art und der Geschwindigkeit der Entwicklung und der ökologischen Anpassung carcharhinider Haie zu verfeinern. Kieferzähne sind die wichtigsten Skelettelemente bei der taxonomischen Bestimmung fossiler Haie und meistens deren einzige fossilen Hinterlassenschaften. Spezifische Kenntnisse zur Morphologie der Zähne stellen den Schlüssel zur Rekonstruktion vergangener Diversitätsmuster von Haien, zur Erforschung ihrer Taxonomie und Phylogenie, sowie evolutionärer Trends. Aber auch ontogenetische Besonderheiten können damit abgeleitet werden. Die meisten lebenden wie fossilen Haie weisen einen hohen Grad an intra- und interspezifischen Zahnvariationen auf. Diese zu definieren und einzelne Zähne verschiedenen Spezies und den entsprechenden Kieferpositionen zuzuordnen kann mitunter äußerst schwierig sein. Die möglichen Unterschiede der Zahnmorphologie müssen erkannt



und die Reihe an Attributen zusammengefasst werden, die mit geeigneten phylogenetischen Methoden analysiert werden können. Odontologische Merkmale der fossilen und rezenten Taxa sind jedoch meist unvollständig dokumentiert und die intra- und interspezifische, sowie die sexuelle und ontogenetische Variation der Zahnmorphologien sind nicht ausreichend für carcharhinide Arten untersucht.

Das Ziel dieser Arbeit ist die Analyse intraspezifischer dentaler Unterschiede zwischen juvenilen und adulten, als auch zwischen männlichen und weiblichen Exemplaren, sowie zwischen den verschiedenen Arten carcharhinider Haie. Darüber hinaus soll die Eignung der dentalen Attribute als Testgegenstand für taxonomische Zwecke, unter Verwendung unterschiedlicher morphometrischer Analysen und statistischer Verfahren, untersucht werden. Darauf aufbauend werden detaillierte Untersuchungen der fossilen und der rezenten regionalen Populationen carcharhinider Haie mit verschiedenen Ansätzen, zukünftig für ein besseres Verständnis der ökologischen Interaktionen und Entwicklung im Laufe des Känozoikums sorgen. Solche Ansätze sind ökomorphologische Analysen, die Körpergröße und Körperform mit Informationen über Bezahnung und Lebensraumparameter, wie bevorzugte Tiefe, Temperatur, Salzgehalt und Ernährungsgewohnheiten, miteinander vergleichen.

2. Forschungsstand

2.1. Diversität und Systematik carcharhinider Haie

Die Carcharhinidae sind mit etwa 58 Arten nicht nur eine der größten und vielseitigsten Neoselachiergruppen, sondern beinhalten auch die einzigen heute lebenden Süßwasser-Haie (z. B. *Glyphis* spp.) (z.B. COMPAGNO et al., 2005). Allen Carcharhiniden ist gemeinsam, dass sie höhere trophische Ebenen (3,8 - 4,5) besetzen. Sie sind weltweit in allen Ozeanen verbreitet aber nie auf ein Leben in der Tiefsee spezialisiert. Viele carcharhinide Arten sind Ziel der kommerziellen Fischerei mit lokaler und regionaler Bedeutung, was zu dramatischen Rückgängen von mehreren Taxa führte.

Die Ordnung der Carcharhiniformes ist die speziesreichste Gruppe moderner Haie und umfasst sieben Familien: Carcharhinidae: 58 Arten, Hemigaleidae: 4 Arten, Leptochariidae: 1 Spezies, Proscyllidae: 6 Arten, Pseudotriakidae: 1 Spezies, Scyliorhinidae: 89 Arten, Sphyrnidae: 8 Arten und Triakidae: 34 Arten. Allerdings sind die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Carcharhiniformes und innerhalb der Familien immer noch Gegenstand der Diskussionen. Die Terminologie COMPAGNOS (1970, 1988) zur Identifizierung carcharhiniformer





24.07.14 15:50



2.2. Fossilbericht und Zoogeografie carcharhinider Haie

Die frühesten fossilen Belege carcharhiniformer Haie reichen in das Mittlere Jura zurück (z.B. KRIWET & KLUG, 2004; UNDERWOOD et al., 2004). Die Carcharhiniformes gehören auch zu den ersten Neoselachiern, die dauerhaft in Süßwasserbereiche eingedrungen sind (MARTIN, 2004).

AGASSIZ (1833-43), beschrieb in seiner Monografie über fossile Fische 15 fossile Gattungen mit über 90 Arten und weltweiter Verbreitung. Anschließend mehrten eine Reihe von Veröffentlichungen über neue Funde und Taxa aus Europa sowie der Mittelmeerregion, inklusive Nord- und Westafrika, die Erkenntnisse über Diversität und Fossilbestand carcharhinider Haie (z. B. ARAMBOURGH 1927, 1952; CASE & CAPPETTA 1990; CASIER 1946, 1966, 1971; DARTEVILLE & CASIER 1943, 1949, 1959; HERMAN 1977, 1982; HERMAN et al. 1991; LERICHE 1905, 1906, 1910, 1926, 1927, 1936, 1942, 1957; MENESINI 1969, 1974; CAPPETTA & NOLF 1981; SCHULTZ, 1968, 1971, 1977, 1979; WEILER 1938, 1943, 1957; WINKLER 1873, 1874). Viele moderne carcharhinide Arten sind aus den Ablagerungen des Oligozän und Miozän bekannt (CAPPETTA 1987; NAYLOR & MARCUS 1994; MÜLLER 1999; PURDY et al. 2001; APPELEGATE 1986). Die ersten Fossilbelege carcharhinider Haie stammen mit *Galeocерdo* und *Rhizoprionodon* (MUSICK et al. 2004) aus dem unteren Eozän (ca. 53 Ma). Eventuell gab es aber auch schon früher, den Carchariniden ähnliche Formen, die als Echte Carcharhinidae aufgefasst werden sollten. *Galeocерdo* ist weit verbreitet in känozoischen Ablagerungen von Europa, Nord- und Südamerika, auf Celebes, Indien und Japan (CAPPETTA 1987). *Rhizoprionodon* umfasst kleine bis mittelgroße und in der Regel agile Arten, die weit verbreitet in der oligozänen Tethys waren. Im Zuge der Kollision von Afrika und Asien und der damit verbundenen Bildung der Suez-Landschranke im Miozän, wurde die Gattung durch das Abschneiden des Indischen Ozeans von Mittelmeer und Atlantik, zunehmend in atlantische und indopazifische Gruppen getrennt (BRIGGS, 1995). Die nachfolgende postmiozäne Abkühlung eliminierte die tropische Fauna einschließlich *Rhizoprionodon* im Mittelmeerraum (BRIGGS 1995). Drei Arten von *Rhizoprionodon* sind auf den westlichen Atlantik beschränkt. Ihre gegenwärtige Zoogeographie ist wahrscheinlich eine Folge der weiten Verbreitung entlang der Tethysküsten in der Mitte des Känozoikums, sowie die zeitweise Verbreitung über temporär geöffnete Meeresbrücken und anschließende vikariante Isolierung durch den Anstieg der Suez- und Panama Isthmen. Im mittleren Eozän (ca. 45 Ma), erscheinen erstmals *Negaprion*, *Isogomphodon* und *Carcharhinus* (z.B. KRIWET 2005). Die Paläo-Verteilung von *Negaprion* kann als weiteres Beispiel für die Isolierung eines ursprünglich weit verbreiteten Tethys Taxons im frühen Miozän durch tektonische Bildung der Suez-Barriere verstanden werden,



mit anschließender Artneubildung im Indo-Pazifik und Atlantik, gefolgt durch Isolierung des ostpazifischen *Negaprion brevirostris* infolge des pliozänen Anstiegs des panamaischen Isthmus. Bei *Carcharhinus* und verwandten Gattungen ist davon auszugehen, dass sie sich in der eozänen Tethys entwickelt haben und sich weit an den Küsten aller tropischen Lebensräume verbreiteten (MUSICK et al. 2004). Die zeitliche und räumliche Verteilung von *Carcharhinus* in der nördlichen und südlichen Hemisphäre zeigt, dass die Radiation der Carcharhinidae wohl bereits weit vor dem mittleren Eozän begonnen hatte (KRIWET 2005). Dies lässt vermuten, dass der Ursprung beider Gruppen wahrscheinlich in der Tethys des frühesten Paläogens zu finden ist. Im Miozän und Pliozän, sind die Carcharhinidae weltweit verbreitet und in der Regel in allen marinen Haigemeinschaften zu finden. Viele der modernen *Carcharhinus*-Arten stammen aus dem Miozän (siehe Appendix 2). In diesem Zusammenhang ist die Radiation der Carcharhinidae in Mittelamerika von besonderem Interesse, da diese tropischen Vorkommen der Wirbeltierfauna der Karibik-Faunenprovinz zuzuordnen sind, die ihre größte interozeanische Verbindung zwischen dem Pazifik und der Karibik im Miozän aufweist (z.B. LONGBOTTOM 1979; GILLETTE 1984; AGUILERA & AGUILERA 2001).

Der Einfluss der tektonischen Schließung des zentralamerikanischen Isthmus vor ca. 3,5 Ma auf Artbildung und Anpassungsereignisse der Carcharhinidae ist noch nicht näher erforscht (schnelle adaptive Radiation gegen langsame Vikarianz) erlaubt aber vielleicht tiefere Einblicke in die Mechanismen der evolutionären Prozesse. Dies ist besonders interessant, weil die Karibik auch ein Zentrum der adaptiven Radiation von Tiefsee-Haien sein könnte (KRIWET pers. Mitteilung.) Die Ergebnisse aus beiden Gruppen ermöglichen ein besseres Verständnis der evolutionären Geschichte und Anpassung moderner Haie.

Während der fossile Rekord für die westliche Hemisphäre recht gut ist, zeigt sich die Zahl der fossilen Belege und entsprechender Arbeiten für Asien recht bescheiden. Die Dokumentation känozoischer Carcharhinidae Eurasiens, Zentralasien und Japans ist sehr unvollständig im Vergleich zu Europa und Amerika. Nur wenige Studien, in der Regel mit Schwerpunkt auf lamniforme Haie, wurden bisher veröffentlicht (Zentralasien: JAECKEL 1885; MENNER, 1928; GLYCKMANN, 1964; CASE et al. 1996; ZHELEZKO & KOZLOV 1999; Japan: UYENO et al. 1974; ITOIGAWA et al. 1985; Indien: MEHROTRA et al. 1973; RANA et al. 2004). Die scheinbar geringe Diversität der asiatischen carcharhiniden Haie ist aber das Ergebnis der Sammel- und Untersuchungsmethoden jener Arbeiten (z.B. wurden nur große lamniforme Zähne oberflächlich aufgesammelt) und des Mangels an adäquaten Probenahmeverfahren (z.B. Schlämmen durch Siebstrecken) sowie unvollständiger Kenntnis der fossilen Haifischzahn-Sammlungen in Asien.



2.3. Evolution und Radiation carcharhinider Haie

Die Entstehung und Entwicklung der Carcharhinidae scheint jener der Knochenfischen zu folgen, da beide Gruppen ihre maximale Verbreitung und biologische Vielfalt in den tropischen Lebensräumen der Küstenregionen des Indo-West-Pazifik erfahren haben (BRIGGS 1995; RANDALL 1998). Die Radiation von Knochenfischen in verschiedene ökologische Nischen kann wahrscheinlich die adaptive Radiation der räuberischen Carcharhinidae ausgelöst haben. Obwohl die Carcharhinidae konservative, eher klassische Hai-Körperformen aufweisen, haben die verschiedenen Arten eine Vielfalt von verschiedenen dentalen Strukturen und Zahnformen entwickelt (NAYLOR & MARCUS, 1994). Die Evolutionsgeschichte der Haie, einschließlich der Carcharhinidae hat jedoch stets eine konvergente Evolution mit physiologischen Anpassungen erbracht, in diesem Fall den Zusammenhang von Veränderungen der Zahnmorphologie infolge veränderter ökologischer Rahmenbedingungen.

Die Entwicklung der Biodiversität carcharhinider Selachier im Laufe des Känozoikums ist noch weitgehend unverstanden. Populationsspezifische Besonderheiten der Zahnmorphologie sind noch nicht ausreichend erforscht und die Zahl der dokumentierten artspezifischen morphologischen Zahnmerkmale und deren Variabilität ist unzureichend. Latitudinale Unterschiede in der Artenvielfalt und die Unterschiede zwischen der westlichen und östlichen Atlantikküste – festgestellt durch KRUCKOW & THIES (1990) – zeigen die Komplexität der Mechanismen, die zum Verteilungsmuster der ausgestorbenen Taxa führten. Zusätzlich zum ausgeprägten latitudinalen Gradienten (höchste Diversität in den Tropen und Niedergang in Richtung der Pole), zeigt sich eine ausgeprägte Asymmetrie mit Verteilungsgradienten entlang der US-Coastal Plains basierend auf unterschiedlichen Meeresströmungen wie Golfstrom, Nordatlantikstrom, Labradorstrom etc. (MÜLLER, 1999). Letztendlich wurden große räumliche Verteilungsmuster der Biodiversität känozoischer Neoselachier und die entsprechende paläobiogeographische Verteilung auf Basis der Fossildaten unzureichend untersucht. Es ist sehr wichtig mit Hilfe moderner Methoden kritisch bestehende Hypothesen phylogenetischer Muster zu beleuchten, um unser Verständnis von der Art und der Geschwindigkeit der Evolution physiologischer Anpassungen bei carcharhiniden Haien zu verfeinern. Darüber hinaus werden detaillierte Untersuchungen der Fossilien und der modernen carcharhiniden Populationen mit verschiedenen Ansätzen benötigt. So sollten etwa ökomorphologische Analysen mit Vergleichen von Körpergröße, Körperform und Gebiss in Abhängigkeit zu Lebensraumparametern wie bevorzugte Tiefe, Temperatur, Salzgehalt und Ernährungsgewohnheiten vorgenommen werden, um die ökologischen und evolutionären Zusammenhänge und Interaktionen zu verstehen.



3. Definition des Arbeitsgebietes und Formulierung der zentralen Kernfragen

3.1. Zwischenfazit

Um die Evolution und Systematik carcharhinider Haie zu beleuchten, ist ein multidisziplinärer Ansatz notwendig. Fester Bestandteil und wichtigstes Ziel moderner paläontologischer Forschung, wie etwa der vergleichenden Paläobiologie, ist es, verschiedene Aspekte und Daten in ein umfassendes Modell zu integrieren, um die Evolution und adaptive Radiation der Organismen zu rekonstruieren und die entsprechenden Mechanismen während ihrer Entwicklungszeit zu verstehen. Traditionelle (z.B. taxonomische) und moderne Methoden (z.B. morphomeristische, kladistische Methoden) sind notwendig um diese Mechanismen zu analysieren und die Evolution der Organismen in ihrer ganzen Komplexität zu ergründen und nachvollziehbar zu machen. Hierbei spielen kladogenetische Ereignisse, Speziationsmodi [allopatrische vs. sympatrische], Merkmals-Transformationen und Genexpressions-Anpassungen eine zusätzliche wesentliche Rolle. Sie sollten in weiterführenden Schritten bezogen auf carcharhinide Selachier Gegenstand eingehender Untersuchungen sein. Traditionell wird die Entwicklung der fossilen Haie mittels ihrer Zahnmorphologie und deren entsprechenden heterodonten Mustern abgeleitet. Beinahe alle Informationen über die Entwicklung der carcharhiniden Haie basiert lediglich auf Zahnfunden und bleibt solange unklar, bis grundsätzliche und eindeutig artspezifische zahnmorphologische Merkmale der verschiedenen Gattungen und Arten deskriptiv erkannt und klar definiert werden. Problematisch erscheint dabei der Umstand, dass Paläontologen zwar reichlich fossile Hinterlassenschaften von Haien finden können, von denen einige Zahnpositionen auch hervorragend zur Identifizierung einer Spezies geeignet sind, man aber nicht in der Lage ist, objektiv diese „informativen“ Zähne, von morphologisch ähnlich gebauten Zähnen aus weniger informativen Positionen eines Kiefers anderer Arten, zu unterscheiden (NAYLOR & MARCUS, 1994). Phylogenetische Studien, denen die schrittweise morphologische Veränderung der fossilen Haizähne zugrunde liegen, enthalten immer auch Zähne mit morphologischen Attributen von geringem artspezifischen Wert (NAYLOR & MARCUS, 1994; LEDER, 2013). Gehen diese Zähne in die Analysen mit ein, so erhöhen sie die innerartliche Varianz der Zahnmorphologie und schwächen die starken phyletischen Zahnmerkmale einer Spezies. Aus diesem Grunde wird es als praktisch unmöglich angesehen, den fossilen Rekord von Haizähnen mit einiger Zuverlässigkeit zu interpretieren, da zu wenig eindeutige Spuren der verschiedenen Entwicklungslinien im Laufe ihrer Entwicklung klar definiert werden können.



(NAYLOR & MARCUS, 1994). Man ist also noch weit davon entfernt, jene kladogenetischen und adaptive Prozesse zu verstehen, die zur gegenwärtigen, wie auch zur fossilen Diversität geführt haben und diesen kontinuierlichen Entwicklungsprozess am Leben halten. Konsequenterweise bleiben folgende zentrale Fragen und Themen zu beantworten:

- Inwieweit ist die systematische Charakterisierung fossiler zahnmorphologischer Belege interpretierbar. Führt ein solches System zu Über- oder Unterschätzung der fossilen Artenvielfalt und welche Rückschlüsse sind für die Kladogenese der Carcharhinidae zu ziehen?
- Gibt es Hinweise zu Mustern schneller Charakter-Transformation oder eher intraspezifische Charakter-Diversität? Was löste die Entwicklung und anschließende Diversifizierung und Anpassung der carcharhiniden Haie aus?
- Was sind die wichtigsten Prozesse bei der Artbildung: sympatrische oder allopatrische Faktoren, schnelle lokale adaptive Radiation oder schrittweise Vikarianz?
- Wie gut ist der Fossilbericht, sowohl qualitativ als auch quantitativ, für taxonomische Fragen und entwicklungsbiologische Forschung carcharhinider Haie geeignet?
- Wann war der Zeitpunkt der Entstehung und welche kladogenetischen Ereignisse gibt es für die verschiedenen carcharhiniden Taxa? Ist zum Beispiel *Prionace*, wie allgemein angenommen, die Schwestergruppe von Carcharhinus und wenn ja, wann passierte die Aufspaltung?
- Gibt es mehrere ursprüngliche Entwicklungszentren der carcharhiniden Vielfalt (z.B. östlichen Amerika, Eurasien, Zentralasien)?
- Ist es möglich, den Ursprung der Carcharhinidae durch die Analyse von Biogeographie, Diversität und fossilen Belegen der ausgestorbenen Taxa zu identifizieren?

Die Antwort auf diese Fragen hängt von der sorgfältigen Neuinterpretation der fossilen Belege im Vergleich mit rezenten Taxa, sowie einer robusten phylogenetischen Hypothese ab. Diese Fragen lassen sich darüber hinaus nicht allein mit den bekannten fossilen Belegen zufriedenstellend beantworten, dafür ist der Fossilbestand zu lückenhaft und die verfügbaren Belege mitunter zu fragmentarisch. Zusätzlich ist das Wissen über die Zahnmorphologie und deren innerartliche Variabilität bei rezenten und fossilen carcharhiniden Selachiern unzureichend (NAYLOR & MARCUS 1994; LEDER, 2013.). Das Gebiss der Carcharhinidae ist durch eine oft sehr ausgeprägte Heterodontie mit deutlicher morphologischer Varianz gekennzeichnet. Die grundsätzliche Konstruktion und das Verständnis für die zahlreichen Beispiele von Konvergenzen und Parallelen, die in fossilen, als auch zwischen rezenten und fossilen Selachiern beobachtet



werden können, müssen für die Rekonstruktion der prinzipiellen Gesetzmäßigkeit von evolutionären Veränderungen und funktionellen morphologischen Adaptionen des carchariniden Gebisses, im Laufe des Känozoikums verwendet werden. Phylogenetische Analysen mittels artspezifischer zahnmorphologischer Merkmale, die in diesem Projekt definiert werden um robuste kladistische Prinzipien zu Tage zu bringen, sollten mit bestehenden phylogenetischen Hypothesen über moderne carcharhinide Haie verglichen werden. Alle Daten von fossilen wie rezenten Taxa sollten anschließend in einer umfassenden Beweiskette kombiniert werden.

3.2. Evaluation der phylogenetischen und taxonomischen Bedeutung der zahnmorphologischen Merkmale

Um grundsätzliche Fragen bezüglich der Phylogenie, adaptiven Diversifizierung und Zoogeographie carcharhinider Haie zu beantworten, ist es zunächst notwendig, die verfügbaren und nutzbaren fossilen Datensätze carcharhinider Zähne, mit denen rezenter Carcharhinidae unter Verwendung unterschiedlicher Ansätze zu vergleichen und zu analysieren, ob die gleichen artspezifischen Attribute für fossile wie für rezente Zähne zu finden sind. Der taxonomische Wert und die Stichhaltigkeit von zahnmorphologischen Merkmalen in der Artbestimmung wurde für die meisten Selachier nie untersucht. Die Schlüssel-Fragen und einzelnen Teilprojekte, die kombiniert werden müssen um tiefere Einblicke in die evolutionäre Prozesse dieser Haie zu erhalten, sind folgende:

- Ist es möglich, carcharhinide Haie allein mit Hilfe zahnmorphologischer Merkmale zu identifizieren und ist es möglich diese Merkmale für systematische Zwecke zu verwenden?
- Wie wichtig sind zahnmorphologische Variationen im Sinne ontogenetischer, sexueller und intraspezifischer Heterodontie für verschiedene taxonomische Ebenen? Inwieweit begrenzen solche Variationen die taxonomische Aussagekraft?
- Ist es möglich, anhand der zahnmorphologischen Merkmale die artneubildende schrittweise Adaption anhand der Zähne im Kiefer der verschiedenen carcharhiniden Linien zu erkennen?
- Ist es möglich anhand klassischer morphometrischer Methoden ein Modell zu entwickeln, dass die Zähne aller Taxa auch unter Berücksichtigung zahnmorphologischer Variationen (carcharhinide Heterodontie) korrekt generisch zuordnet?
- Wenn ja, welche Methoden eignen sich am besten? Wenn nein, welche eventuell neuen morphometrischen Methoden könnten eine solche generische Zuordnung leisten?



Die Beantwortung der gestellten Schlüsselfragen ist zentraler Kern und Anspruch der vorliegenden Arbeit. Alle anderen zuvor aufgeführten Fragen können erst nach zufriedenstellender Klärung der zahnmorphologischen Zusammenhänge in Angriff genommen werden. Deren Beantwortung reicht über den Rahmen der vorliegenden Arbeit weit hinaus und muss zu einem späteren Zeitpunkt erfolgen.

Zum hiesigen Thema wurde zunächst eine systematische Literatur- bzw. Datenbankrecherche durchgeführt. Zur Nutzung kamen die Datenbanken von pubmed.org, Web of Science, google.solar und Opac. Ergänzt wurde die Analyse durch Auswertung der referenzierten Literatur und Verfolgung dieser Quellen. Es wurde nach den Stichworten "geometric morphometrics", "morphometrics", sowie gezielt nach "shark teeth" und "Carcharhinus" bzw. "Carcharhinidae" in verschiedenen Kombinationen gesucht. Von den vielen Hundert Treffern kamen nur einige Duzend Publikationen mit direktem Bezug zur Verfahrensweise in Betracht. Von diesen konnten ganze vier Arbeiten in direkten methodischen Zusammenhang zum vorliegenden Thema gebracht werden.

Der überwiegende Teil von Publikationen zur Anwendung geometrischer Morphometrie, stammt aus anderen Fachgebieten (Anthropologie, Biologie, Genetik), die sich mehrheitlich mit der Vermessung von Tier- und Pflanzenformen, Extremitätenknochen, Schädeln und menschlichen Artefakten, kurzum: Formvariationen aller Arten beschäftigten. Allen gemein ist die Verfahrensweise, die sich auf die grundlegenden Erkenntnisse der geometrischen Morphometrie stützt. Diese Grundlagen werden im folgenden Abschnitt zusammenfassend vorgestellt. Er soll zunächst einen Überblick über das Forschungsfeld der geometrischen Morphometrie liefern. Da die meisten Paläontologen, wie auch Biologen und Mediziner in der Regel nicht ausreichend Erfahrungen mit morphometrischen Methoden haben, erscheint es dem Autor notwendig, diesen Abschnitt ein wenig ausführlicher zu gestalten. Schritt für Schritt soll somit ins Thema eingeführt werden und die Beweggründe, die zur eigenen, dieser Arbeit zu Grunde liegenden Untersuchungsmethode führten, erläutert werden. Die kritische Bewertung bisheriger Arbeiten auf diesem Gebiet, soll die Grenzen der verschiedenen Methoden aufzeigen und erörtern inwieweit welche Methodik zur Lösung der in dieser Arbeit gestellten Aufgabe der generischen Zuordnung carcharhinider Haizähne geeignet ist und welche neuen morphometrischen Ansätze aus den detektierten Problembereichen abgeleitet und angewendet werden müssen.





4. Grundlagen der Morphometrie

4.1. Grundlagen und Entwicklung geometrischer Morphometrie

4.1.1. Überblick zur Verfahrensweise

Zu den klassischen Betätigungsfeldern von Biologen, Anatomen und Taxonomen gehört der Vergleich anatomischer oder morphologischer Eigenschaften der Organismen oder einzelner Organe, mit dem Zweck, Verwandtschaftsverhältnisse und Entwicklungsmuster zu erkennen, aus denen schließlich die taxonomische Klassifikation der Organismen und die Entwicklung der biologischen Diversität abgeleitet werden können.

War die historische Taxonomie zunächst eine die äußere morphologische Form beschreibende, rein deskriptiv arbeitende Wissenschaft, so begann sie zu Beginn des 20. Jahrhunderts auch quantitativ zu arbeiten und die morphologischen Eigenschaften biologischer Strukturen mathematisch zu erfassen. Auf diesem Wege wurde versucht, die stark subjektiv geprägten morphologischen Analysen mit meßbaren Daten zu unterfüttern und ihre Stichhaltigkeit jederzeit reproduzierbar zu beweisen. Meßbare Werte wie Höhe, Breite oder Länge eines Objektes wurden als Durchschnittswert zusammengefasst, die schließlich die Objekte logisch vergleichbar machten. Die zusätzliche Entwicklung statistischer Methoden wie etwa der Korrelationskoeffizient (PEARSON, 1895), Varianzanalysen (FISHER, 1936) und die Hauptkomponentenanalyse (PEARSON, 1901; HOTELING, 1933) verstärkten die Präzision der quantitativ generierten Werte. Die Kombination der quantitativ beschreibenden und der statistischen Analyse, also die Studie der Formvariation und deren Vergleich mit anderen Variablen, beschreibt im Wesentlichen das Feld der Morphometrie (BOOKSTEIN, 1991; DRYDON & MARDIA, 1998; ADAMS et. al, 2004). Eine zusammenfassende Übersicht zur Entwicklung morphometrischer Methoden lieferten ADAMS et. al (2004). Zum besseren Verständnis wird jene Entwicklung im Folgenden kurz dargestellt.

Die klassische Morphometrie bedient sich vorrangig multivariater statistischer Instrumente um Werte der Formvariabilität innerhalb und zwischen diversen Objektgruppen zu beschreiben (MARCUS, 1990; REYMENT, 1991). Diese multivariate Morphometrie (BLACKITH & REYMENT, 1971; ADAMS et. al, 2004) setzt sich aus der Anwendung von multivariaten statistischen Analysen auf morphologische Variablen zusammen. Dabei kommen in der Regel Lineardistanzen zur Anwendung, diese werden aber auch durch Kurvenverläufe (Graphen), Verhältnisse und





Winkelangaben ergänzt. Durch diese Näherungswerte können Kovariationen in den morphologischen Messungen quantifizierbar gemacht und Modelle zur Variation innerhalb und zwischen den untersuchten Proben mit Werten hinterlegt werden.

Für die Beschreibung von Strukturen können vier Grundtypen an zu gewinnenden Daten unterschieden werden:

1. Univariate Messungen (z.B. Strecken)
2. Messung multipler Entfernungen
3. Umrisslinien
4. Messpunkte (Koordinaten)

In der Regel sind morphometrische Analysen auf der Grundlage der Koordinaten von Messpunkten aufgebaut.

Laut Definition ist ein Messpunkt (engl.: landmark) definiert als ein Punkt auf jedem Objekt, der über alle Objekte in einer Untersuchungsgruppe korreliert (HAMMER & HARPER, 2008). Sie sind mit Strukturen verknüpft, die für die Erklärung biologischer Prozesse und Zusammenhänge relevant sind (BOOKSTEIN 1982, BOOKSTEIN 1991).

Nach DRYDEN & MARDIA (1998) sind zwei verschiedene Klassifikationen dieser Punkte gebräuchlich.

Klassifikation A

- 1 Anatomische Punkte: Definierte Punkte, die aufgrund anatomischer Strukturen in jedem Individuum aufzufinden sind (z.B. Zentralforamen).
- 2 Mathematische Punkte: Diese werden aufgrund mathematischer Gegebenheiten definiert (z.B. Kronenspitze, Scheitelpunkt der Wurzelloben)
- 3 Pseudo-Punkte: Es handelt sich dabei um konstruierte Punkte.



Klassifikation B (nach BOOKSTEIN 1991)

1 Typ I Punkte: Schnittpunkte von Geweben oder Knochenstrukturen

2 Typ II Punkte: Sind definiert aufgrund lokaler Gegebenheiten wie z.B. maximale Punkte von Kurvaturen

3 Typ III Punkte: Punkte an Endpunkten von Strukturen (Klassifikation A2) oder konstruierte Punkte.

Die mathematisch-statistische Analyse der Positionen der Punkte, einschließlich konstruierter Punkte und Umrisslinien, wird unter dem Begriff der geometrischen Morphometrie zusammengefasst.

Die wichtigsten statistischen Analysemodelle der Morphometrie umfassen die Hauptkomponentenanalyse ('Principal Component Analysis', PCA), die Faktorenanalyse, die Diskriminanzanalyse und die kanonische Varianzanalyse ('Canonical Variates Analysis', CVA).

Diese Verfahren sollen kurz vorgestellt werden.

4.1.2. Die Hauptkomponentenanalyse oder Principal Component Analysis (PCA)

Die Hauptkomponentenanalyse dient der explorativen Datenanalyse mit Hilfe derer die Dimensionen der Variabilität erfasst werden um eine Hypothesengenerierung zu ermöglichen. Um Nullhypothesen zu testen ist das Verfahren ungeeignet. Die Dimensionen der Variabilität können dann mit Methoden der multivariaten Statistik – wie der multiplen Regression (PEARCE 1965) – getestet werden. Die PCA unterscheidet sich in wichtigen Punkten von der Faktoranalyse und ist nicht mit dieser gleichzusetzen (CATTELL 1965 in KREY, 2010). Gemeinsam haben beide Verfahren, dass sie der Dimensionsreduzierung dienen. Außerdem sind beide Ansätze lineare Modelle zwischen den Komponenten bzw. Faktoren und den Variablen, die sowohl auf eine Kovarianz- als auch auf eine Korrelationsmatrix angewendet werden können. Beide Verfahren ergeben oft ähnliche Resultate, etwa wenn bei der Faktorenanalyse keine Rotation angewandt wird.

Jedoch gibt es auch eine Reihe von Unterschieden. So ist die PCA ein deskriptiv-exploratives Verfahren mit klarer vom Eigenwert abhängiger Reihenfolge der Vektoren, die Faktoranalyse



hingegen ein modellbasiertes Verfahren mit gleichberechtigten Vektoren bei der die Dimension des Faktorraumes festgelegt werden muss. Die Faktoranalyse versucht aus empirischen Beobachtungen vieler verschiedener manifester Variablen auf wenige zugrunde liegende latente Variablen („Faktoren“) zu schließen. Die Entdeckung dieser voneinander unabhängigen Variablen oder Merkmale ist der Sinn des datenreduzierenden (auch dimensionsreduzierenden) Verfahrens (KRZANOWSKI, 2000). Die PCA stellt kein neues Verfahren dar. Die mathematisch statistischen Grundlagen gehen auf PEARSON (1901), HOTELLING (1933a), RAO (1952), KENDALL (1957), ANDERSON (1964) und SEAL (1964) zurück. Insbesondere die Arbeiten von HOTELLING (1933b) zur Lösung von Problemen der Varianzmaximierung in Rahmen psychologischer Studien können als Ausgangspunkt der Entwicklung angesehen werden. Ziel der PCA war auch hierbei die Dimensionsreduktion in umfangreichen Datensätzen. Die Ergebnisse einer PCA besitzen nicht zwingend biologische Signifikanz (ISEBRANDS & CROW 1975 in KREY 2010), sondern müssen stets mit bestehendem biologischem Wissen verifiziert und abgeglichen werden (PEARCE 1965). Die PCA stellt ein Verfahren dar, um hypothetische Variablen zu finden, die so gut wie möglich die Varianz in einem multidimensionalen Datensatz erklären (DAVIS 1986, HARPER 1999). Entsprechend KREY (2010) sind die neuen Variablen wie folgt charakterisiert:

- Es sind lineare Kombinationen der originalen Variablen.
- Sie sind orthogonal und damit unabhängig voneinander.
- Die Gesamtvarianz der neuen Variablen ist in der Summe gleich der Varianz der originalen Variablen.
- Die mit jeder Komponente verknüpfte Varianz nimmt in deren Reihenfolge ab.

Die statistische Konzeption sieht die Projektion eines Datensatzes von n -Punkten in einem p -dimensionalen Raum in einen Unterraum mit $q < p$ Dimensionen unter maximalem Erhalt von Informationen vor. Die Berechnungsroutine findet die Eigenwerte und Eigenvektoren der Varianz-Kovarianz-Matrix oder der Korrelationsmatrix.

Die genaue mathematische Berechnung ist bei HOTELLING (1933a, 1933b), KENDALL (1957), ANDERSON (1964) und MORRISON (1967) ausführlich beschrieben (KREY 2010).

4.1.3. Diskriminanzanalyse

Die Diskriminanzanalyse wurde erstmalig von FISHER (1936) beschrieben und dient der Unterscheidung von zwei oder mehreren Gruppen, die mit mehreren Variablen beschrieben werden. Dabei kann sie Gruppen auf signifikante Unterscheidungen ihrer Merkmale prüfen und dafür





geeignete oder ungeeignete Merkmale benennen (BACKHAUS, 2006). Zur Anwendung kommt die Diskriminanzanalyse vorrangig als Klassifikator (Diskriminanzfunktion) in der Statistik, um durch Raumtransformation eine gute Darstellung von Merkmalen zu erreichen oder zur Dimensionsreduzierung. Die Diskriminanzanalyse ist verwandt mit der PCA und dient ebenfalls der Unterscheidung von zwei oder mehreren Gruppen, die mit mehreren Merkmalsvariablen beschrieben werden, beachtet aber im Gegensatz zur PCA die Klassenzugehörigkeit der Daten. Die zu betrachtenden Gruppen werden auf signifikante Unterscheidungen ihrer Merkmale geprüft und geeignete oder ungeeignete Merkmale werden unterschieden. Jedes zu betrachtende Objekt ist dabei genau einer von mehreren gleichartigen Klassen angehörig, wobei bekannt ist welcher. Die Objektmerkmale werden analysiert und aus diesen Informationen lineare Grenzen zwischen den Klassen bestimmt. Alle weiteren Objekte unbekannter Klassenzugehörigkeit können später mittels einer Zuordnungsregel, der Klassifikationsregel, einer der beiden Klassen zuordnen werden. Ein Objekt kann mindestens ein statistisches Merkmal aufweisen, dass mit Hilfe der Diskriminanzanalyse als eine Zufallsvariable betrachtet wird. Da es mindestens zwei verschiedene Gruppen gibt, stammt das Objekt aus einer dieser Gruppen. Die Klassifikationsregel, darstellbar durch eine Diskriminanzfunktion, bestimmt zu welcher.

4.1.4. Die Kanonische Korrelation oder Canonical Variates Analysis (CVA)

Die CVA wurde von HOTELLING (1935) entwickelt und ist ein Instrument der explorativen Statistik. Mit Hilfe der CVA können interessante Strukturen in Daten, wie etwa interessante Beziehungen zwischen Mengen von Variablen in einem gegebenen Datensatz, detektiert werden, sie ist ein Instrument der Strukturerkennung. Untersucht wird hierbei nicht die Abhängigkeit zwischen zwei einzelnen Variablen, sondern zwischen zwei Sätzen von Variablen (Voss, 2000). Zusätzlich kann mittels der CVA eine Dimensionsreduzierung des untersuchten Datensatzes erreicht werden. Dazu werden die kanonischen Variablen mit der höchsten Korrelation anstatt der ursprünglichen, den kanonischen Variablen zugrunde liegenden Variablen, verwendet. Um Interpretationsproblemen durch die Ersetzung der ursprünglichen Variablen zu vermeiden, ist es zwingend notwendig, dass die kanonischen Variablen sauber und eindeutig interpretierbar sind (RINNE, 2003). Bei dem Verfahren werden zunächst zwei Mengen von Zufallsvariablen analysiert, mit dem Ziel geeignete kanonische Variablen, im Sinne geeigneter Linearkombinationen der Variablen jeweils einer Variablenmenge, zu finden. Aus diesen Variablen wird der kanonische Korrelationskoeffizient bestimmt, der den Grad der wechselseitigen linearen Abhängigkeit zwischen den kanonischen Variablen und damit zwischen den Sätzen von Zufallsvariablen angibt.





Schritt für Schritt werden orthogonale Faktorenpaare extrahiert, die sukzessiv weniger untereinander korrelieren. Letztendlich gilt es die maximale Kovarianzaufklärung zu erreichen, dabei ähnelt die CVA der PCA, mit dem Unterschied, dass die PCA die sukzessiv maximale Varianzaufklärung zum Ziel hat. Die Korrelation zwischen dem Faktorenpaar mit der höchsten Korrelation, wird als erste kanonische Korrelation bezeichnet. Insgesamt können maximal so viel Faktoren extrahiert werden, wie Variablen in einer Gruppe vorhanden sind. Zur Evaluation der Ergebnisse können verschiedene Kennwerte, wie das Redundanzmaß, errechnet werden. Redundanzmaße geben an wie überflüssig (redundant) eine Erhebung, bzw. ein Variablensatz ist, wenn die Beobachtungen auf dem zweiten Variablensatz bekannt sind. Redundanzmaße bewerten, wie viel Varianz eines Variablensatzes durch den jeweils anderen Variablensatz erklärt wird.

4.2. Homologisierung von Formdaten

4.2.1. Größenkorrektur

Da bei morphometrischen Analysen die Objektgröße einen wesentlichen Einfluss auf die Messung der Lineardistanzen ausübt, wie BOOKSTEIN et. al 1985 bei Untersuchungen zur Allometrie, d.h. der Formveränderung infolge einer Größenänderung feststellten, wurden Methoden entwickelt um größenunabhängige Formvariablen zur Beschreibung von Formvariationen zu gewinnen (z.B. SUNDBERG, 1989; JUNGERS et. al, 1995 in ADAMS et. al. 2004).

Probleme bei der Anwendung von multivariaten morphometrischen Analysen ergeben sich aus der Tatsache, dass die Größenkorrektur auf vielfältige Weise erfolgen kann, jede Möglichkeit aber unterschiedliche Werte erzeugt. Da Methoden der Superimposition, also der Überlagerung bzw. Angleichung von Formen zur Homologisierung der Formdaten und verbesserter Vergleichbarkeit dieser, jegliche Informationen zu Größe, Orientierung und Position entfernen, sollte diese Information vor weiteren Schritten konserviert werden (KREY, 2010).

Wie bereits darauf hingewiesen wurde, sollte die Größe als wichtiger Faktor bei der Differenzierung von Individuen und wesentlicher Aspekt für Allometrien, im Vorfeld der multivariaten Analysen bestimmt und festgehalten werden (z.B. CARVAJAL-RODRIGUEZ & ROLAN-ALVAREZ, 2005 in KREY, 2010). Am häufigsten wird die von BOOKSTEIN (1991) vorgeschlagene Berechnung der Centroid-Größe für kleinere Variationen in der Verteilung von Messpunkten verwendet. Als univariate Messgröße ist die Centroid-Größe unabhängig von Position und Orientierung der Messpunkte und geht direkt aus den Rohdaten hervor.





Sie wird berechnet als die Quadratwurzel der Summe der Quadrate der Entfernungen aller Messpunkte vom Centroidpunkt (BOOKSTEIN, 1991; DRYDEN & MARDIA, 1998). Darüber hinaus ist es schwierig homologe Punkte für die Messung der Lineardistanzen zu definieren, erst recht wenn die zu untersuchende Form geometrisch schwer zu erfassen ist. Eine Reihe von Geraden kann nur ungenau die mitunter komplexen Formen natürlicher Objekte beschreiben, zumindest dann, wenn die Datenfülle im überschaubaren Rahmen bleiben soll. Im Folgenden werden die wichtigsten Methoden vorgestellt.

4.2.2. Konturbasierte Methoden

Zur Vermeidung der aufgeführten Probleme wurden zunächst konturbasierte Verfahren entwickelt, die die äußere Form eines Objekts mittels einer definierten Anzahl an Punkten als mathematische Funktion (meist eine Fourier Analyse) beschreibt und die so definierten Kurvenverläufe mittels der Koeffizienten der Funktionen als Formvariablen in einer multivariaten Analyse miteinander vergleicht. Punkte innerhalb des multivariaten Parameterraumes (Fourier-Koeffizientenraum) werden in den physischen Objektraum transformiert und als Umriss dargestellt. Hierfür wurden verschiedene Methoden entwickelt die ausgehend von verschiedenen Punkten (etwa Centroid oder definierte Messpunkte) den Umriss der Objekte mehr oder minder komplex mathematisch beschreiben und zum Teil auch Winkelbeziehungen der Punkte-Tangenten mit in die Beschreibung integrieren. Die Vielzahl der angewandten statistischen Analysen bedienten sich jeweils verschiedener Methoden und lieferten aus diesem Grund auch unterschiedliche statistische Ergebnisse. Allgemein gültige Standards, die es dem Wissenschaftler ermöglichen die in Abhängigkeit des zu untersuchenden Objektes richtige Methodik auszuwählen, konnten nicht festgelegt werden (ROHLF, 1986).

4.2.3. Landmark-Methoden

Als weitere Möglichkeit zur morphometrischen Analyse wurden so genannte Landmark-basierte Verfahren entwickelt, bei denen an den zu untersuchenden Objekten biologisch eindeutig definierbare Messpunkte ('landmarks') festgelegt und als zwei- oder dreidimensionale Koordinaten gesammelt werden. Hierbei war es zunächst notwendig nicht-formabhängige Variationen, hervorgerufen etwa durch uneinheitliche Positionierung, Orientierung und Skalierung der zu untersuchenden Objekte, zu eliminieren, da diese die statistischen Ergebnisse verfälschen würden. Vor allem Methoden der Superimposition





(Überdeckung) von Landmark-Punkten nach verschiedensten Optimierungsverfahren finden hierbei Anwendung. Wesentliche Grundlagen lieferten hierbei die Zwei-Punkt Erfassung der Arbeiten von BOOKSTEIN Ende der 80er Jahre. Die sogenannten Bookstein-Koordinaten beschreiben die ersten beiden Messpunkte, die auf fest definierte Koordinaten transformiert und alle anderen Landmark-Punkte entsprechend der so gefundenen Transformationsvorschrift abgetragen werden, es erfolgt also eine Überlagerung der verschiedenen Objektformen auf jeweils zwei Referenzpunkte (BOOKSTEIN, 1984). Anschließend können die Messpunkte der zu untersuchenden Objekte direkt miteinander verglichen werden.

Weitere Möglichkeiten der Regressionsanalyse bieten die Schätzmethode der kleinsten Quadrate für Translations- und Rotationsparameter ('Generalized Procrustes Analysis', GPA), also die Minimierung der quadrierten Abstände korrespondierender Punkte ('procrustes fitting'), wie sie von BOOKSTEIN 1986 vorgestellt wurde. Bei dieser Methode wird zunächst der Massenschwerpunkt oder auch geometrische Mittelpunkt (Centroid) jeder Objektform zum Koordinatenursprung transformiert und sämtliche Objekt-Strukturen mit einer gemeinsamen Einheitsgröße skaliert. Anschließend werden die Strukturen so weit rotiert, bis die quadrierten Differenzen zwischen den korrespondierenden Landmark-Punkten minimal sind (GOWER, 1975 in ADAMS et. al 2004; ROLF & SLICE, 1990).

KREY (2010) beschreibt die Vorgehensweise trefflich: „Es wird angenommen, dass ein Objekt aus einer endlichen Anzahl von k Punkten in n Dimensionen besteht. Durch mathematische Entfernung der Komponenten für Translation, Rotation und Skalierung kann das Objekt durch eine Menge von äquivalenten Klassen beschrieben werden (KENDALL, 1985). Dieser Vorgang wird iterativ wiederholt, bis die Anpassung der kleinsten Quadrate aller Konfigurationen sich nicht weiter verbessert. Mehrere Objekte mit homologen Punkten sind so größenunabhängig vergleichbar (KENDALL 1989, DRYDEN & MARDIA 1998, SLICE 2001). Grundlage ist die Annahme eines Formraumes (shape space), d.h. jede Form ist durch ihre Messpunkte im multidimensionalen Formraum charakterisiert. Es hat sich gezeigt, dass es günstig ist, die euklidischen Abstände in einem Tangentialraum (tangent space) für weitere Berechnungen anzunehmen. Eine Annäherung an den Tangentialraum ist durch die Differenzbildung der Mittelwerte von der einzelnen Form (Procrustes-Residuen) zu verwenden (HAMMER 2002, HAMMER & HARPER 2008). Auch die Errechnung mittelwertiger Formen, also von Konsensusformen in Näherung als arithmetisches Mittel der Procrustes-transformierten Daten, ist möglich (GODALL 1991). Ziel ist es, die minimale Summe der quadrierten Normen paarweiser Differenzen zwischen allen Formen in einer Stichprobe zu erreichen“ (aus KREY 2010).





Namensgeber des Verfahrens ist Prokrustes, eine Gestalt aus der griechischen Mythologie. Der Sohn des Neptun empfing jeden Gast auf seiner Insel zunächst gastwirtschaftlich, um ihn schließlich zu Bett zu bitten. Paßte das Bett nicht, so wurde der Gast, für den Fall, das Bett ist zu groß, durch an die Füße gebundene Ambosse gestreckt, bis es paßte. War er hingegen zu groß, so wurden ihm die Füße passend abgehackt. Theseus der griechische Held, strafte ihn und tat es dem „Ausstrecker“ gleich.

Durch die mathematische Methodik der Procrustes-Anpassung werden die wesentlichen Formmerkmale herausgearbeitet, die ohne Superimposition schwer erkennbar wären (ADAMS et. al, 2004). Sind nur wenige Messpunkte zur Beschreibung der Formvariabilität eines Objektes definierbar, so empfiehlt sich die `Generalized Resistant-Fit`- Methode (GRF) um Formvariabilitäten zu visualisieren (ROLF & SLICE, 1990; Slice, 1996). Jene Methodik liefert Anhaltswerte zu Überdeckungsparametern, wie den Median. Sie gibt weniger Aufschluss über die kleinsten Quadrate. Rotationswinkel und Objektskalierung werden als Median der Mediane über eine Teilmenge von Landmark-Punkten bestimmt und in einen einfachen Koordinaten-Median überführt (ADAMS et. al, 2004). Nach erfolgter Superimposition können Formvarianzen zwischen den Objekten als differente Koordinaten korrespondierender Messpunkte beschrieben werden.

Alternativ kann die `thin plate spline`- Methode verwendet werden, um die Veränderung der Form eines Objektes auf ein anderes zu beschreiben (BOOKSTEIN, 1991). Die Darstellung der Formunterschiede erfolgt hierbei durch mathematische Anwendung der von D' ARCY THOMPSON (1917) formulierten Idee der Transformationsgitter, bei denen ein Objekt in ein anderes verformt oder „ verzerrt „ wird. Unterschiede in der Form jener Objekte können mittels der Gitterverformung der Objekte dargestellt werden. Die Parameter die diese Verformungen beschreiben (`partial warp scores`) können als Formvariablen für statistische Vergleiche verwendet werden, die Veränderungen der Form in und zwischen Populationen ermitteln (ADAM et. al, 2004).

Ähnlich funktioniert die Hauptkomponentenanalyse der partiellen Verformungen (`relative warp analysis`), bei der die Formvariablen optional nach räumlichen Gesichtspunkten gewichtet werden. Weitere wichtige Methoden der Superimposition sind die Clusteranalyse mittels Euklidischer Distanz Matrix (EDMA) und die Methode der finiten Elemente (FEM).





4.2.4.. Kendall's Formraum

Die Analyse Landmark-basierter morphometrischer Studien erfolgt in der Regel mittels so genanntem Kendall's-Formraum oder Kendall's Tangentialraum (Kendall's shape space), also dem nichtlinearen Raum der von einer Anzahl von Form-Koordinaten gebildet wird, und den entsprechenden Procrustes-Distanzen oder deren tangentialer Raum-Approximation (ADAMS et. al, 2004). Bei dieser Methode wird die Analyse der Landmark-Daten in einer GPA zusammengefasst. Danach werden die angepassten Koordinaten für multivariate statistische Analysen in einen linearen Tangentialraum projiziert. Die graphische Darstellung der Ergebnisse, im Sinne der konfigurierten Landmark-Punkte, erfolgt in ein herkömmliches Koordinatensystem (Abb. 2). Im linearen Tangentialraum sind die Distanzen zwischen einem Punkte-Paar approximiert mit den Procrustes-Distanzen vom korrespondierenden Landmark-Paar. Die GPA ist von besonderer Bedeutung, da sie Variationen bei der Digitalisierung der Punktkoordinaten, der Orientierung, der Skalierung vermeidet bzw. verhindert und die Objekte in ein gewöhnliches Koordinatensystem überträgt. Zudem können die GPA-angepassten Objektpunkte in einen Raum projiziert werden der tangential zu Kendall's-Formraum ist (KENDALL, 1984; ROHLF, 1999; SLICE, 2001). In diesem linearen Tangentialraum sind die Distanzen zwischen Punktepaares approximiert mit den Procrustes-Distanzen zwischen korrespondierenden Paaren von Landmark-Konfigurationen. (ADAMS et. al, 2004). Kendall's-Formraum erwies sich nach eingehenden Test als die Methode der Wahl, da sie die beste statistische Aussagekraft hat, den geringsten Fehler und geringste Variationsquoten aufweist. Darüber hinaus ist die Methode solide in der statistischen Theorie begründet, wie Form oder Gestalt definiert ist und wie Formvariationen analysiert werden können (KENDALL, 1984, 1985). Formänderungen, die als lokale Deformationen im Sinne von Werten partieller Krümmungen aus `thin-plate spline`-Methoden beschrieben werden können (BOOKSTEIN, 1991) und zusätzliche Formveränderungen die als infinite Skalierungsdehnungen oder -kompressionen verstanden werden (`uniform shape components`, BOOKSTEIN, 1996a; ROHLF & BOOKSTEIN, 2003), bilden zusammen ein wirkungsvolles Arsenal an Formvariablen zur Beschreibung von Achsen in diesem linearen Tangentialraum. Schnittpunkte auf diesen Achsen können als multivariate Formdaten behandelt und in konventionellen multivariaten Analysen verwendet werden (e.g. BOOKSTEIN ET AL., 1999; ADAMS & ROHLF, 2000).

Die Procrustes Transformation kann ebenso in die dritte Dimension via `thin plate splines` überführt werden (BOOKSTEIN, 1989), allerdings ist für geometrische Verfahren der Morphometrie jede orthogonale Projektion in den Tangentialraum völlig ausreichend (ROHLF, 1999). Die Visualisierung bzw. graphische Darstellung der Ergebnisse stellt den letzten Schritt der



morphologischen Analyse dar. Formveränderungen werden hierbei meistens als Transformationsgitter im Sinne THOMPSON`S (1917) dargestellt, bei denen das Grundgitter eines Objektes mit Hilfe der `thin-plate spline`Methode, auf das Gitter des zu vergleichenden Objektes gekrümmt oder transformiert wird. Die Veränderungen der Gestalt der Objekte wird als Grad der Rasterdeformation von Objekt zu Objekt aufgefasst.

Neben den zuvor genannten, gibt es auch Landmark-Methoden, die auf Matrizen und Distanzen zwischen allen Landmark-Paaren oder den eingeschlossenen Winkeln von Landmark-Triangulationen basieren. Diese Methoden sind besonders elegant, da die Distanzen und Winkel unabhängig von Lageveränderungen und Orientierung einer Landmark-Konfiguration sind. Damit ist der Schritt der Superimposition nicht notwendig. Da solche Verfahren ebenso unabhängig von Reflexionen sind, ist es möglich sowohl links- als auch rechtsseitige Objekte gleichzeitig zu untersuchen, vorausgesetzt, die Objekte sind bilateral symmetrisch. Damit können aber gerade solche Unterscheidungskriterien keine Anwendung finden.

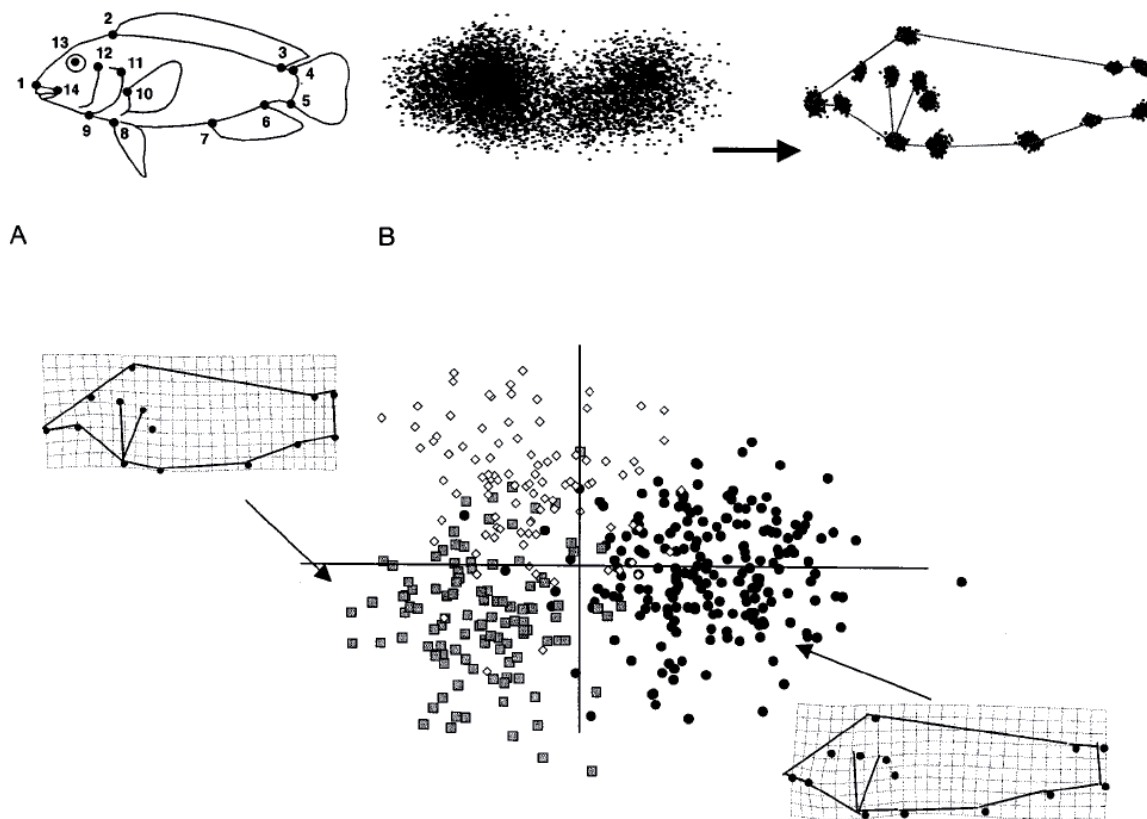


Abb. 2: Protokoll der morphometrischen Analyse in vier Schritten. A Aufnahme der Messpunkte, B Entfernung nicht-formgebender Variationen, C statistische Analyse und graphische Darstellung (aus Adams et. al, 2004).



Da gemessene Distanzen abhängig von der Größe der Objekte sind, bedarf es einer Größenskalierung um Formveränderungen zu analysieren. Man kann Formobjekte vergleichen, indem man größenkorrigierte Logs der Distanzen zwischen allen Landmark-Paaren (RAO & SURYAWANSHI, 1996) oder die Winkel der Landmark-Triangulation benutzt (RAO & SURYAWANSHI, 1998). Da die Summe der eingeschlossenen Winkel eines Dreiecks stets 180° beträgt sind nur zwei Winkel einer jeden Triangulation als Formvariablen nötig. Für Anwendungen mit mehr als drei Landmark-Punkten schlagen LELE & RICHTSMEIER (1991 in ADAMS et al 2004) eine Variante der Euklidischen Distanz Matrix zum Vergleich von Formpaaren vor. Dabei werden zunächst für jedes zu vergleichende Objekt die Durchschnittswerte der Distanzen zwischen Landmark-Paaren in eine Matrize eingetragen. Diese Form-Matrizen enthalten dann also sowohl Größen- als auch Forminformationen. Um zwei Gruppen zu vergleichen werden Formveränderungsmatrizen berechnet, indem elementweise die Verhältnisse der interLandmark-Distanzen von jeweils zwei Matrizen miteinander verglichen werden. Der Wert der Formänderung wird mit T angegeben, dem Verhältnis des größten zum kleinsten Elements der Formänderungsmatrix (ADAMS et al., 2004). Die Wahl der richtigen Methode hängt stark davon ab, ob die Schätzmethode konsistent ist (wenn zum Beispiel die Objektgrößen infinit sind), ob die Größenordnung des gesamten Systems durch die Schätzung der Durchschnittsform verzerrt wird (sind etwa die Resultate für finite Objektgrößen korrekt), wie gut die Schätzungen die reale Durchschnittsform wiedergeben und wie stichhaltig die Einschätzung der Unterschiede zwischen den Durchschnittsformen statistisch ist. Die Vor- und Nachteile der verschiedenen Methoden wurden vielfach diskutiert. LELE (1993) gibt an, dass die Abschätzung der Durchschnittsform in einer EDMA unter dem einfachen Model unabhängiger isotropischer Variationen jedes Landmark-Punktes konsistent ist. KENT (1994) wiederum zeigte, dass Procrustes-Näherungen der gemittelten Form bei der gleichen Anwendung ebenso konsistent sind. ROHLF (2003) zeigte, dass die geschätzten Durchschnittsformwerte von auf Interlandmark-Distanzen oder -Winkeln basierenden Methoden stark verzerrt werden, es sei denn, die Interlandmark-Distanzen sind fast gleich. Laut ROHLF (2000a) sind Procrustes-Methoden auch immer statistisch stabiler als Methoden der interlandmark-Distanzen. Auf Landmark-Distanzen und -Winkeln basierende Methoden führen ebenso zu unterschiedlichen Kovarianzmustern innerhalb und zwischen den Objekten in Abhängigkeit ihrer Durchschnittsform (ROHLF, 1999; 2000a). Die Methodik würde bei Untersuchungen zu Kovarianzen innerhalb und zwischen Objektpopulationen zu Fehlern führen. Nutzt man hingegen die Zuordnung in Kendall's Tangentialraum, unterbleiben solche Probleme. ADAMS et. al (2004) empfehlen aus diesem Grund die Verwendung von GPA als Basis statistischer Formvariations-Analysen.



4.2.5.. Sliding Semilandmark

Problematisch bei der Verwendung von Landmark-Methoden zur morphometrischen Beschreibung von Objekten scheint die Tatsache, dass eine ausreichende Anzahl an biologischen Landmark-Punkten nicht bestimmt werden kann, bzw. wichtige formspezifische Bereiche zwischen den Landmark-Punkten nicht betrachtet werden können. Das bedeutet, dass große Bereiche die zur Beschreibung der Gestalt eines Objektes zwingend notwendig wären, keinen morphometrischen Effekt haben. Wie bereits beschrieben, können die Konturdaten im Sinne einer Silhouette bestimmt und mittels Fourier-Transformation entsprechende Formvariablen berechnet und analysiert werden. Dies ignoriert aber wiederum die relative Position von Messpunkten. Eine Methode, die die Daten von Landmark-Punkten und Konturdaten gemeinsam analysiert ist die `sliding semilandmark`-Methode, beschrieben von BOOKSTEIN (1997). Bei dieser Methode wird die normale Procrustes Superimposition durch weitere Parameter ergänzt. Neben der optimalen Übersetzung, Skalierung und Rotation der Landmark-Punkte, werden zusätzliche semilandmark-Punkte solange entlang der Außenlinie der Silhouette eines Objektes verschoben, bis sie bestmöglich den Positionen korrespondierender Punkte auf der Außenlinie eines Referenzobjektes entsprechen (ADAMS et.al, 2004). Die relative Position der semilandmark-Punkte zueinander bleibt dabei immer gleich. Sind die optimalen Positionen von Landmark- und semilandmark-Punkten erst einmal gefunden, werden alle Punkte in den anschließenden statistischen Analysen als gleichwertige Daten bewertet.

5. Anwendung morphometrischer Analysen bei der Kieferbezahnung von Selachiern

Von den vielen Hundert Treffern der Datenbankrecherche, kamen, wie in Kapitel 2.5. bereits beschrieben, nur einige Duzend Publikationen mit direktem Bezug zur Verfahrensweise für die weitere Studie in Betracht. Diese wurden anschließend nach direkten methodischen Zusammenhängen zur vorliegenden Arbeit gefiltert. Letztendlich resultierten vier Arbeiten, in denen morphometrische Methoden auf die Formspezifika der Kieferbezahnung von Haien angewendet wurden. Drei dieser Arbeiten beziehen sich dabei direkt auf Vertreter der Carcharhinidae, eine nimmt Bezug auf die Gattung *Isurus*. Die Verfahrensweise und die Vor- bzw. Nachteile der gebotenen Untersuchungen werden im Folgenden Abschnitt näher beleuchtet.

5.1. Anwendung von SPCA (Sheared Principal Component Analysys) auf *Carcharhinus brevipinna* und *Carcharhinus limbatus*

Erste moderne morphometrische Ansätze zur Artunterscheidung carcharhinider Selachier



und Zuordnung fossiler Zähne carcharhinider Haie lieferte NAYLOR (1990). Ausgehend von dem Umstand, dass fossile Zähne von Haien zu den häufigsten und am besten überlieferten Vertebratenresten gehören und die Gattung *Carcharhinus* darüber hinaus neben dem fossilen Record auch eine hohe Zahl an entsprechenden rezenten Vertretern aufweist, können die fossilen Belege hervorragend mit denen der rezenten Verwandten verglichen werden und sowohl evolutionäre Trends anhand von Merkmalsmustern der rezenten Vertreter als auch Evolutionslinien innerhalb der Gruppe mit Hilfe des fossilen Records beleuchtet werden. Die Gattung *Carcharhinus* ist mit etwa 30 Arten weltweit in tropischen, subtropischen und temperaten Gewässern verbreitet (COMPAGNO, 1988). Erstmals erscheint die Gattung im Eozän (WARD, 1980), bleibt aber unterrepräsentiert bis zum Miozän, ab dann verbreitete sie sich weltweit in den Ozeanen (CAPETTA, 1987). Um besser, interspezifische Variationen innerhalb der Gattung und intraspezifische Variationen innerhalb der einzelnen Arten, in fossilen Zähnen zu verstehen, begann NAYLOR die wesentlichen Attribute der vergleichbaren Unterschiede bei den rezenten Arten zu analysieren. Er beschränkte sich dabei auf die gradielle monognatische Heterodontie des Oberkiefers und stellt fest, dass die Zahnposition innerhalb eines Kieferastes genauso stark zur gesamten Zahnvariationsbreite beiträgt, wie die interspezifische Komponente zwischen den Spezies. Die gradielle monognatische Variation ist laut NAYLOR so dramatisch, dass die Zähne aus posteriorer Position von verschiedenen Arten morphologisch einander ähnlicher sind als die jeweiligen anterioren Zähne eines Artgenossen. Der monognatische Gradient ist demnach die Hauptvarianzquelle, welche die spezifische Zuordnung der Spezies erschwert. Dazu kommen natürlich noch ontogenetische Variationen und Aspekte sexueller Heterodontie. Als weitere wesentliche Grundannahme stellt der Autor fest, dass die gradielle monognatische Variation zwar sehr deutlich, aber eher im Sinne eines fließenden Formübergangs von der Symphyse zur Kommissur von staten geht. Dieser fließende Übergang sollte sowohl mathematisch beschreibbar als auch statistisch eliminierbar sein. Somit können artspezifische morphologische Eigenschaften, die normalerweise durch monognatische Variationen verschleiert werden, deutlicher herausgearbeitet und die verschiedenen Arten der Gattung *Carcharhinus* klar morphometrisch von einander getrennt werden. Das wesentliche mathematische Instrument, dass NAYLOR erstmalig anwendet, ist die von Bookstein et al. 1985 vorgestellte Methode der 'Sheared Principal Component Analysis' (SPCA). Die SPCA ist eine Regressionsanalyse, die gruppenspezifische Trends eliminiert. Die auf diese Art und Weise „gereinigten“ Daten werden einer klassischen PCA unterzogen die nun die reinen artspezifischen Merkmale herausstellt und miteinander vergleicht. NAYLOR hoffte mit dieser Methode monognatische Variationen zu eliminieren und die reinen interspezifischen Artmerkmale von Zähnen der jeweiligen Vertreter der Gattung *Carcharhinus* zu beschreiben,





um diese Erkenntnisse auf die fossilen Zähne anwenden und ihre Artzugehörigkeit bestimmen zu können. Somit sollten die Entwicklungslinien von den fossilen, hin zu den modernen Vertretern, ableitbar sein. Als Testgruppen wurden 642 Oberkieferzähne aller Positionen von 18 Vertretern der Carcharhinus-Art *C. brevipinna* und 24 Vertretern von *C. limbatus* untersucht. Wurden die Testzähne einer reinen PCA unterworfen, ergab sich ein ziemlich gleichmäßig verteilter Plot, aus dem eine Unterscheidung der beiden Arten nicht möglich war (Abb. 3a). Wurden die gruppenspezifischen Trends aller Zähne eines Oberkieferastes mittels quadratischer Regression eliminiert und anschließend mit den einzelnen „Gesamtwerten“ aller 42 Kieferäste eine PCA durchgeführt und grafisch abgetragen, ergab sich ein völlig anderes Bild. Die beiden Arten wurden deutlich in drei Cluster aufgeteilt, von denen die beiden unteren Cluster (Abb. 3b) zwei deutlich unterscheidbare ontogenetische Gruppen von *C. brevipinna* darstellen. Jeder der in Abb. 3 dargestellten Punkte steht dabei für den „trendgemittelten“ (superimposed) Wert von mindestens 10 Zähnen des Oberkieferastes eines Individuums. Dieses Ergebnis zeigte also, dass nach der Eliminierung der monognatischen Trends tatsächlich das reine artspezifische Merkmal pro Kieferast destilliert wurde. Das Problem der zusätzlichen Aufspaltung in unterschiedliche Alterstadien bei *C. brevipinna* ließe sich durch eine höhere Anzahl untersuchter Individuen vermeiden. Eine gleichmäßigere Darstellung aller ontogenetischer Größenklassen würde wahrscheinlich die Untercluster zusammenfügen. Allerdings kann die deutliche Separierung der Untercluster etwas irreführend dargestellt werden. Werden mehr Spezies in der Analyse betrachtet, so werden auch die Morphocluster erweitert, da zusätzliche Formmerkmale anderer Spezies hinzukommen und sich die Streuung vergrößert. Dies wirkt sich auf bereits vorhandene Cluster aus, indem sie straffer erscheinen, weil sie einen kleineren Anteil der geplotteten Fläche besetzen. Somit stellen Untercluster innerhalb einzelnen Spezies nur Probleme bei der Artbestimmung dar, wenn die intraspezifische Spezies-Cluster-Variation größer ist als die interspezifische Spezies-Cluster-Variation (NAYLOR 1990).

Letztendlich legt NAYLOR die Vermutung nahe, dass, wenn dieses Verfahren bei den beiden zahnmorphologisch recht ähnlichen Arten *C. brevipinna* und *C. limbatus* funktioniert, sich auch alle weiteren Vertreter der Gattung, die zum Teil wesentlich stärkere morphologische Unterscheidungsmerkmale aufweisen, eindeutig mittels einer SPCA unterscheiden lassen. Auch hier gilt natürlich der Grundsatz, je mehr statistisch verwertbare Daten zur Anwendung kommen, das bedeutet, je mehr Individuen pro untersuchter Art in die Analysen mit ein gehen, desto stabiler und statistisch eindeutiger werden sich artspezifische Attribute voneinander abgrenzen. Verwandtschaftliche Verhältnisse könnten auf diese Weise sowohl für die rezenten als auch für die fossilen Belege abgeleitet werden. Die Tatsache, dass isoliert Zähne von rezenten





Haien artspezifische Merkmale aufweisen, könnte weitreichende Auswirkungen haben. Wenn fossile Zähne verifizierbare artspezifische Eigenschaften aufweisen und die monognathischen Trends in fossilen Zähnen in ähnlicher Weise mittels der SPCA Methode entfernt werden können, dann sollte es möglich sein, Art-Abstammungslinien durch die Fossilienfunde zu verfolgen. Diese Annahme bedingt natürlich die Voraussetzung, dass die fossilen Vertreter die gleichen monognathischen Trends aufweisen wie die 18 modernen Nachkommen, die jener Studie zu Grunde gelegen haben. Um diese Annahme zu untermauern ist es angeraten alle 30 rezenten Vertreter der Gattung *Carcharhinus* auf entsprechende monognathische Trends zu untersuchen. Laut NAYLOR besteht aber keine Notwendigkeit dazu. So, wie die eindeutige artspezifische Separation erfolgte, sollte nun auch die Zahnposition im Kiefer als zusätzlicher Parameter einbezogen werden. Dies stellt allerdings für die Anwendung solcher Analysen auf fossile Zähne ein Problem dar, da die Kieferposition isolierter Zähne nicht sofort ersichtlich ist. Trotzdem hält NAYLOR fest, dass die Entschlüsselung uniformer monognathischer kline-

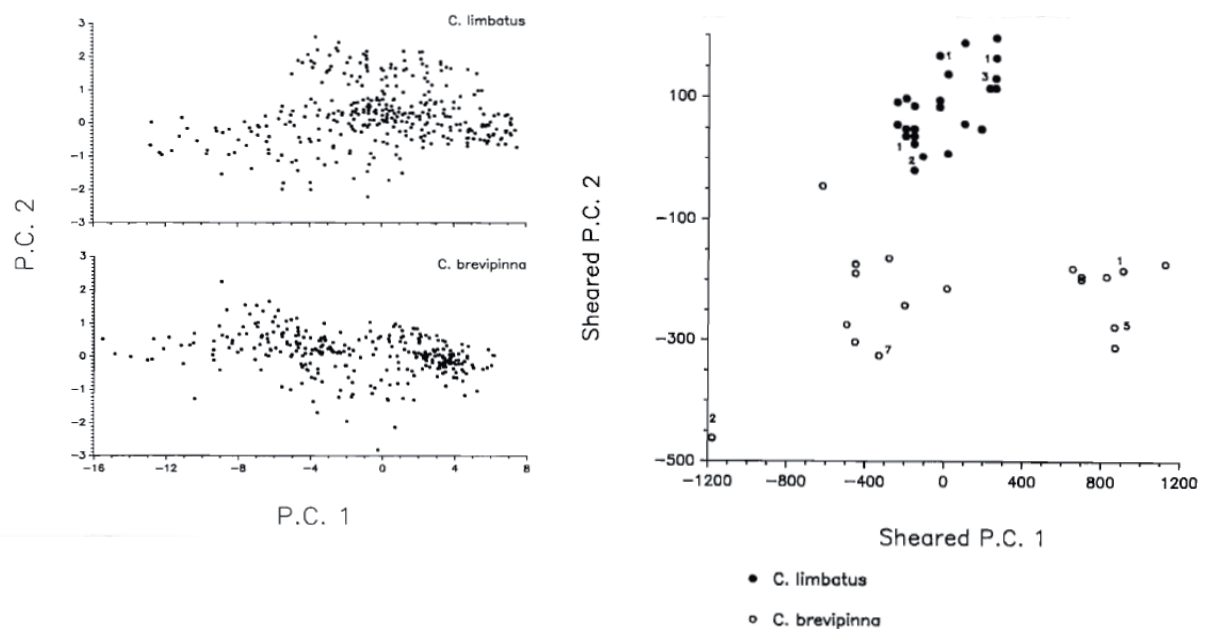


Abb. 3: PCA-Plots von *C. brevipinna* und *C. limbatus*

a – Plots der Principal Component 1 gegen die Principal Component 2 für 642 Oberkieferzähne. Darstellung der Werte für die Zähne von 18 Individuen von *C. brevipinna* im unteren Plot und von 24 Individuen von *C. limbatus* im oberen Plot. Die Cluster der jeweiligen Spezies sind nicht differenzierbar.

b – Plots der Sheared Principal Component 1 gegen die Sheared Principal Component 2 für die gleichen Werte wie in 3a. Die monognathe Variation wurde mit Hilfe der quadratischen Regression statistisch entfernt. Jeder Kreis (offene für *C. brevipinna*, geschlossene für *C. limbatus*) repräsentiert die Position von mindestens 10 überlagerten Zähnen eines jeden Kiefers. Bei weniger als 10 Zähnen ist der Wert neben dem Punkt angetragen. Modifiziert nach NAYLOR & MARCUS, 1994



ler Trends bei den Zähnen der getesteten beiden Arten die Schlussfolgerung erlaubt, dass positionsspezifische Variablen existieren, die für alle Spezies der Gattung *Carcharhinus* gelten, rezent wie fossil. Wie präzise die Position eines isolierten Zahnes objektiv festgestellt werden kann, entscheidet dann maßgeblich, ob die evolutionäre Entwicklung von Haien mittels ihrer fossilen Hinterlassenschaften abgeleitet werden kann. Er bestimmt, ob die isolierten fossilen Zähne auch entsprechenden Arten zugeordnet werden können. Wenn fossile Zähne diskreten Art-Clustern zugeordnet werden können, geben die graduellen Änderungen in den Cluster, betrachtet im Laufe der Zeit (bei aufeinander folgenden geologischen Horizonten), Hinweise auf die Evolution der Gattungslinie. Sollte dies möglich sein, könnte erstmalig die fossilreichste Wirbeltiergruppe grundlegend evolutionär analysiert werden.

5.2. PCA-Identifizierung isolierter Zähne der Gattung *Carcharhinus*

Wesentliche Impulse zur Identifizierung isolierter Zähne der gesamten Gattung *Carcharhinus* mit Hilfe morphometrischer Methoden lieferten vier Jahre später NAYLOR & MARCUS, 1994. Sie analysierten die Zähne von 22 Arten der Gattung *Carcharhinus* und unterschieden dabei sowohl die Zahnposition von der Symphyse bis zur Kommisur, stammt der untersuchte Zahn aus Unter- oder Oberkiefer, als auch nach ontogenetischen (juvenil - adult), geschlechtlichen (männlich - weiblich) und ökologischen (Herkunft) Gesichtspunkten. Auf der digitalen Abbildung der lingualen Aufsicht eines Zahns wurden 13 festgelegte „Landmark“-Punkte an morphologisch charakteristischen Positionen gesetzt und als X, Y Koordinaten in ein kartesisches Koordinatensystem integriert (Abb. 4a). Aus den „Landmark“-Punkten wurden 27 homologe lineare Distanzen für jeden Zahn abgeleitet (Abb. 4b), welche die individuelle Morphologie der Zähne beschreiben. Die 27 Distanzen wurden als Variablen eines Datensatzes zusammen mit den korrespondierenden Daten gespeichert (Spezies, Zahn-ID, Sex, Alter, etc.). Um die statistische Aussagekraft zu verbessern wurde die Zahl der Lineardistanzen mittels einer Kombination von subjektiver Abschätzung, Krzanowski Kreuzvalidierung (Krzanowski, 1987) und schrittweiser Diskriminanzanalyse auf 16 reduziert (Abb. 4c). Dies war notwendig, da einige Messvariablen Teilmengen anderer Variablen darstellten und mit diesen hoch korreliert sind. Außerdem waren einige Variablen einfach nicht informativ. Die somit auf 16 reduzierten Lineardistanzen wurden schließlich mittels einer Serie multivariater statistischer Analysen untersucht. Um das Problem unterschiedlicher Zahnzahl pro Kieferast (zwischen 11 und 16) zu umgehen und bei der Analyse mit homologen Daten bezüglich der Zahnpositionen zu arbeiten, kam ein Pseudozahnmodell zur Anwendung, durch das mittels Interpolation 10 Pseudozahnpositionen für jede Spezies berechnet werden können (Siehe Abb. 4d).



Besitzt eine Spezies 13 Zähne pro Kieferast, so werden für das Pseudozahnmodell pro Position 1,3 „Anteilswerte“ der originalen Zahnreihe berechnet. Dies bedeutet, dass die erste Position alle Informationen des ersten Originalzahns besitzt plus 0,3 Anteile des folgenden Zahnes, ergibt 1,3 Anteilswerte. Die zweite Position setzt sich aus dem verbleibenden Originalwert 0,7 plus den nötigen Wert des dritten Originalzahns um 1,3 Anteilswerte zu erreichen, dies entspricht 0,6. Die dritte Pseudozahnposition schließlich aus 0,4 verbleibendem Originalwert, plus 0,9 der Originalposition 4, ergibt wiederum 1,3 und so weiter. Bei 16 Zähnen pro Kieferast würden dann im Pseudozahnmodell 1,6 Anteilswerte pro Position nötig sein um gesamt 10 Pseudozahnpositionen mit den Informationen aller 16 Originalzähne zu erhalten. Fehlende oder beschädigte Zähne werden mittels der Durchschnittswerte der jeweils mesial und distal flankierenden Zähne berechnet. Dies ist notwendig, da fehlende oder beschädigte Zähne einen großen Einfluss auf die Werte der folgenden Pseudozahnpositionen hätten. Fehlende oder verfälschte Daten eines Originalzahnes resultieren in 2 oder 3 Pseudozähnen mit fehlerhaften Daten. Die Methode der homologisierten Zahnpositionen vergrößert mögliche Lücken im Datenpool und überträgt sie auch auf Pseudozahnpositionen intakter Originalzähne. Im Umkehrschluss bedeutet dies:

Es potenziert sich auch der Fehler bei Messungenauigkeiten!

Im Anschluss wurden alle Zähne größenunabhängig (siehe Centroid-Methode, BOOKSTEIN 1991) mittels vielfältiger statistischer Analysen untersucht. Der Fokus lag darauf festzustellen:

1. Sind einige Zähne besser zur Unterscheidung von Spezies geeignet sind als andere?
2. Ist es möglich die Zähne mit den stärksten artspezifischen Merkmalen von weniger informativen Zähnen aus einem Satz isolierter Zähne verschiedener Spezies, so wie er im Fossilbericht zu erwarten wäre, zu unterscheiden?
3. Wie sicher lassen sich die verschiedenen Spezies anhand der merkmalsstärksten Zähne morphometrisch unterscheiden?

Frage 1 wurde mit Hilfe einer für jede Spezies separat durchgeführten linearen Diskriminanzanalyse untersucht. Die Merkmalsdatensätze enthielten jeweils die 16 zur Artunterscheidung ausgewählten metrischen Messwerte. Jede der 22 Arten wurde von Zahnreihen ausschließlich der rechten Kieferhälfte, aus acht zufällig ausgewählten Individuen vertreten (für *C. wheeleri* standen nur fünf und für *C. sorrah* nur sechs Individuen zur Verfügung). Ober- und Unterkieferzähne wurden getrennt analysiert. Die Ergebnisse wurden mit Hilfe des Kreuzvalidierungsverfahrens getestet (Option in SAS 6.05.).



Dabei werden Schritt für Schritt einzelne nicht korrekt zugeordnete Zähne aus dem Datensatz entfernt und mit dem auf diese Weise bereinigten Datensatz die Diskriminanzanalyse Neuberechnet. Jene Zähne die durch das Diskriminanzverfahren falsch zugeordnet wurden, sind entsprechend ihrer Position im Kieferast geordnet worden und der Gesamtprozentsatz der falsch zugewiesenen Zähne pro Kieferposition jeweils grafisch für Ober- und Unterkiefer abgetragen. Die Ergebnisse sind in Abb. 5 dargestellt.

Es wurde ersichtlich, dass Oberkieferzähne wesentlich besser zugeordnet wurden als Unterkieferzähne, dass die extrem anterior und posterior orientierten Zähne häufiger falsch zuge-

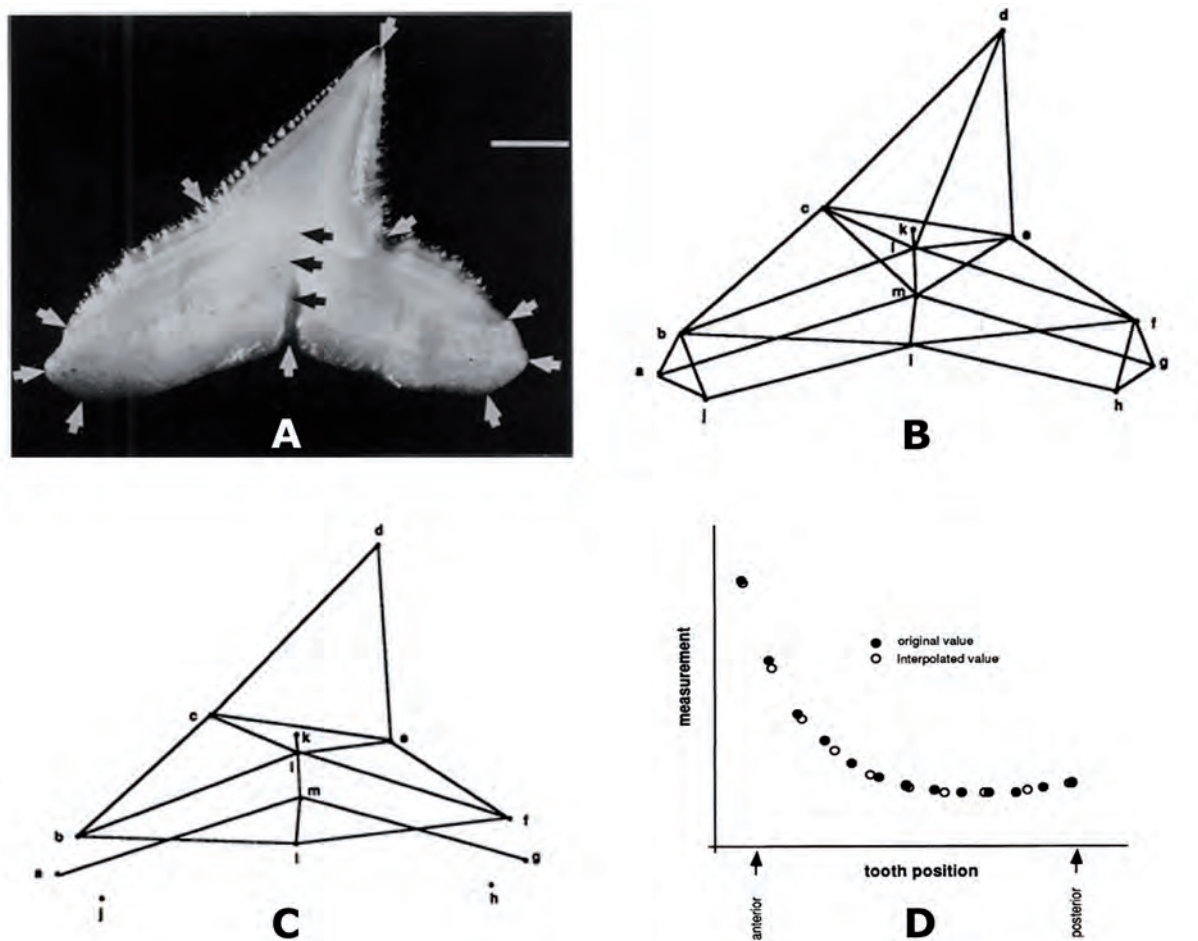


Abb. 4

A – Lingualansicht vom Oberkieferzahn der Kieferposition 5 von *Carcharhinus melanopterus*, Typusspezies der Gattung *Carcharhinus*. Abgetragen sind die Positionen der 13 Landmarks, die zur weiteren morphometrischen Analyse verwendet und gespeichert wurden. Der Maßstab beträgt 1 mm.

B – Darstellung der aus den 13 Landmarks (a-m) von A generierten 27 linearen Meßstrecken.

C – Darstellung der zur Speziesdifferenzierung optimalen 16 linearen Meßstrecken, gewonnen aus einer Kombination von subjektiver Bewertung, Krezanowski Kreuz-Validierung, Hauptkomponentenanalyse und schrittweiser Diskriminanzanalyse.

D – Darstellung des Pseudozahnsets, generiert für die Originalzahnsets jeder Spezies. Jedes Pseudozahnset enthält 10 Zähne, unabhängig von der Zahnanzahl der Originalzahnsets. Dies ermöglicht den Vergleich der Kieferbezahnung von Spezies mit differierender Zahnanzahl pro Kieferast, über die homologisierten Pseudozahnsets. Modifiziert nach NAYLOR & MARCUS, 1994

ordnet wurden als die zentral-lateralen Positionen und dass die meisten der zentral-lateral angeordneten Zähne bei allen Spezies mit der gleichen Frequenz falsch zugeordnete wurden. Die Kieferposition der zur Artunterscheidung am besten geeigneten Zähne variierte dabei von Art zu Art, was auf die unterschiedliche Anzahl der Zähne pro Kieferast zurückzuführen war. Um diese Variation im Bezug auf die optimale Zahnposition zu minimieren, wurden die gleichen Analysen mit dem Pseudozahndatensatz durchgeführt. Stellte die Arbeit von GARRICK (1982) noch die Zähne der Position 5 des Oberkiefers als erste Wahl zur Speziesunterscheidung dar und das unabhängig von der variierenden Zahnanzahl pro Kieferquadrant, so kommen schließlich die Analysen von NAYLOR & MARCUS zu dem Ergebnis, das besonders die Oberkieferzähne der Positionen E und F des homologisierten Pseudozahnmodells die besten Merkmale zur Unterscheidung der einzelnen Arten aufweisen. Je nach Spezies sind dies die Positionen 6 und 7 etwa bei *C. acronotus* mit 12 Zähnen pro Quadrant bzw. die Positionen 8 und 9 bei *C. brevipinna* mit 16 Zähnen pro Quadrant.

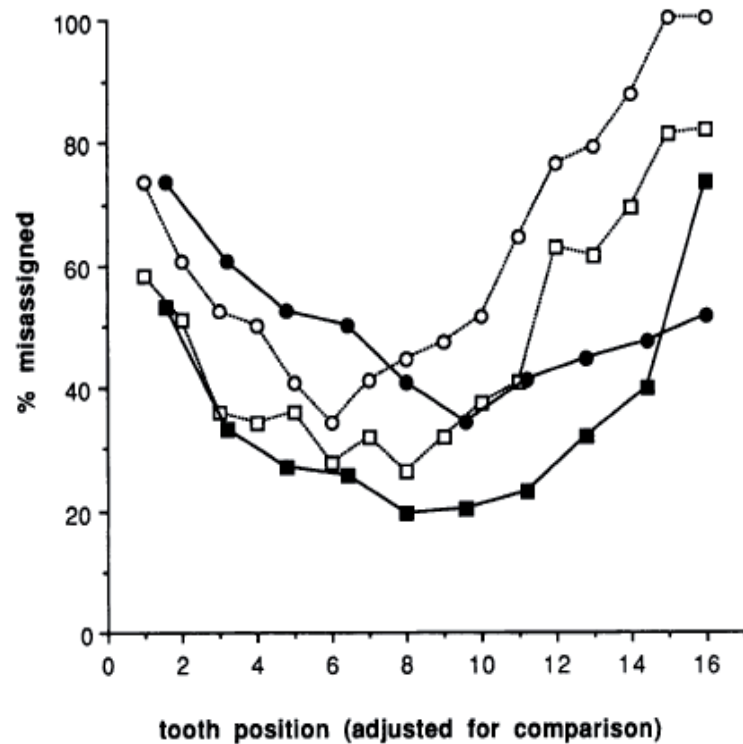


Abb. 5 – Prozentzahl falsch zugeordneter Zähne je Kieferposition. Die Kategorien der Zahnposition wurden angepasst um einen direkte Vergleich der verschiedenen Plots A, B, C und D zu ermöglichen.

A – Daten für Oberkieferzähne
 B – Daten für Unterkieferzähne
 C – Daten homologisierter Oberkieferzähne
 D – Daten homologisierter Unterkieferzähne
 Modifiziert nach NAYLOR & MARCUS, 1994

A —□— Upper jaw raw data
 B —○— Lower jaw raw data
 C —■— Upper jaw "homologized"
 D —●— Lower jaw "homologized"



Die beschriebenen Tests lieferten Erkenntnisse, welche Zähne relativ am besten zur Artunterscheidung geeignet sind. Mittels einer anschließenden CVA ausschließlich mit den Oberkieferzähnen der Pseudozahnpositionen E und F, wurde getestet wie gut sich die 22 getesteten Arten absolut statistisch separieren lassen. Dazu wurde der Datensatz in einen Trainingsdatensatz und einen Testdatensatz geteilt. Der Trainingsdatensatz, zur Konstruktion einer Artunterscheidungs-Diskriminanzfunktion, bestand aus acht zufällig ausgewählten Vertretern pro Spezies mit den Oberkieferzähnen der Positionen E und F. Der Testdatensatz, bestehend aus den restlichen Zähnen der Positionen E und F, die nicht im Trainingsdatensatz verwendet wurden, diente der Evaluierung wie effektiv die durch den Trainingsdatensatz generierte Diskriminanzfunktion ist, indem zunächst der Testdatensatz einer Diskriminanzanalyse und anschließender Kreuzvalidierung unterzogen wurde. Darauf folgte eine gegen die Ergebnisse des Trainingsdatensatzes abgetragene Diskriminanzanalyse. Die durchschnittliche erreichte absolute Diskriminanz der Kreuzvalidierungsanalyse zwischen den Arten erreichte 85 %, wesentlich höher als die für die Positionen E und F erreichten 77% der Kreuzvalidierungsanalyse zur Untersuchung der relativen Wirksamkeit verschiedener Zahnpositionen zur Artunterscheidung. Dies wurde darauf zurückgeführt, dass die Diskriminanzanalyse nicht durch weniger informative Zähne beeinflusst wurde, sondern nur die Zähne mit der höchsten Aussagekraft der Positionen E und F verwendet wurden. Die grafische Darstellung durch die CVA gab dann die Separierung der Spezies wieder und zeigte sowohl klare Clustertrennung als auch Bereiche mit deutlicher Clusterüberlappung (Abb.6).

Die genaue Separierung der Speziescluster würde sich erst im multidimensionalen Raum zeigen, daher wurde die Matrixdarstellung der paarweisen Mahalanobis-Distanzen zwischen den canonischen Mittelwerten für jedes der Speziescluster verwendet und zusätzlich beispielhaft eine zweidimensionale Darstellungen der am stärksten überlappenden Speziescluster präsentiert. Die Mahalanobisdistanz ist ein Distanzmaß zwischen Punkten in einem mehrdimensionalen Vektorraum (MAHALANOBIS, 1936), sie ist skaleninvariant und translationsinvariant. Die Darstellung erfolgt, indem die m Koordinaten eines Punktes als m -dimensionaler Spaltenvektor dargestellt werden. Deutlich durch die CVA separierte Cluster im multidimensionalen Vektorraum zeigen dabei immer eine hohe Mahalanobisdistanz.

Das Problem der Unterscheidung uninformativer und informativer Zähne, führt zur Lösung von Frage 2, wie gut die Zahnpositionen zwischen den Spezies unterschieden werden können. Hierfür wurde erneut eine Diskriminanzanalyse durchgeführt. Der Datensatz enthielt wieder die Lineardistanzen von acht zufällig ausgewählte Individuen pro Art. Jedes Individuum im Datensatz wurde durch 40 Pseudozahnpositionen vertreten, bestehend aus jeweils 10 von der





rechten und linken Seite des Ober- und Unterkiefers. Jede dieser 40 Pseudozahnpositionen wurde als einzelne Diskriminanzkategorie verwendet. Jede Diskriminanzkategorie resultierte aus 170 Beobachtungen (22 Arten, 8 Individuen je Art, ausgenommen *C. wheeleri* und *C. sorrah*). Da der jede Kategorie vertretende Datensatz eine hohe Zahl an Elementen aufwies (170), wurde eine quadratische Diskriminanzanalyse durchgeführt und die Ergebnisse in einer Klassifikationsmatrix dargestellt. Dabei wurden fünf Kategorien von Fehlzuordnungen deutlich (Abb. 7).

Die Fehlzuordnungen A1 und A2 sind darauf zurückzuführen, dass die rechten Positionen beinahe deckungsgleich auf die linken Positionen gespiegelt werden können. B - Fehlzuordnung ist darauf zurückzuführen, dass die Symphysenzähne generell stärker aufgerichtete Kronen aufweisen als Zähne der stärker lateral und posterior ausgerichteten Positionen.

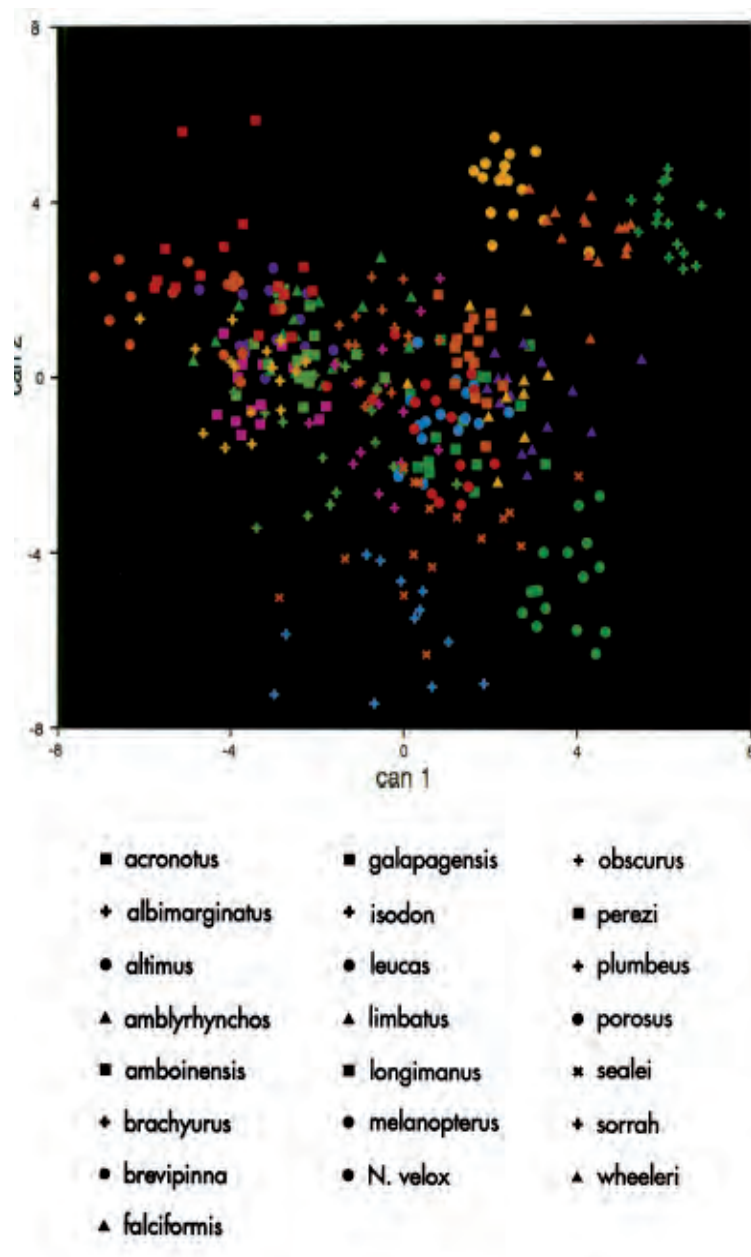


Abb. 6 : Canonische Variablen Analyse (CVA). Dargestellt sind die ersten zwei canonischen Axen der Zahnpositionen E und F aller 22 untersuchten Spezies. Jede Spezies wurde möglichst von 8 zufällig ausgewählten Individuen vertreten. Insgesamt sind die Werte für 350 Zähne dargestellt (22 Spezies, 8 Individuen pro Species, 2 Zahnpositionen). Nach NAYLOR & MARCUS, 1994.



Eine C - Fehlzuordnung ist darauf zurückzuführen, dass die Posteriorzähne generell stärker geneigte Kronen aufweisen als Anterior und Lateralzähne. Eine D - Fehlzuordnung der extremen Posteriorzähne zwischen linken und rechten Seiten des Unterkiefers, ist zurückzuführen auf fehlende Unterscheidungskraft der extremen Posteriorzähne, gekoppelt mit der allgemeinen aufrechten und symmetrischen Ausprägung der Unterkieferzähne. Stärker posterior platzierte Oberkieferzähne neigen nicht dazu, falsch zwischen linker und rechter Seite des Kiefers zugeordnet zu werden, sie sind weniger symmetrisch und weniger stark geneigt als ihre Pendanten im Unterkiefer. E - Fehlzuordnungen in benachbarten Zahnpositionen innerhalb einer Reihe im gleichen Kieferquadranten (oben rechts , unten rechts , oben links, unten links) markieren die meisten der falschen Zuweisungen. Dies ist auf die graduell abgestuften monognathischen Zahnform-Variation innerhalb einer Zahnreihe bei der Gattung *Carcharhinus* zurückzuführen. Diese Art der Fehlzuweisung behindert nicht ernsthaft die Möglichkeit

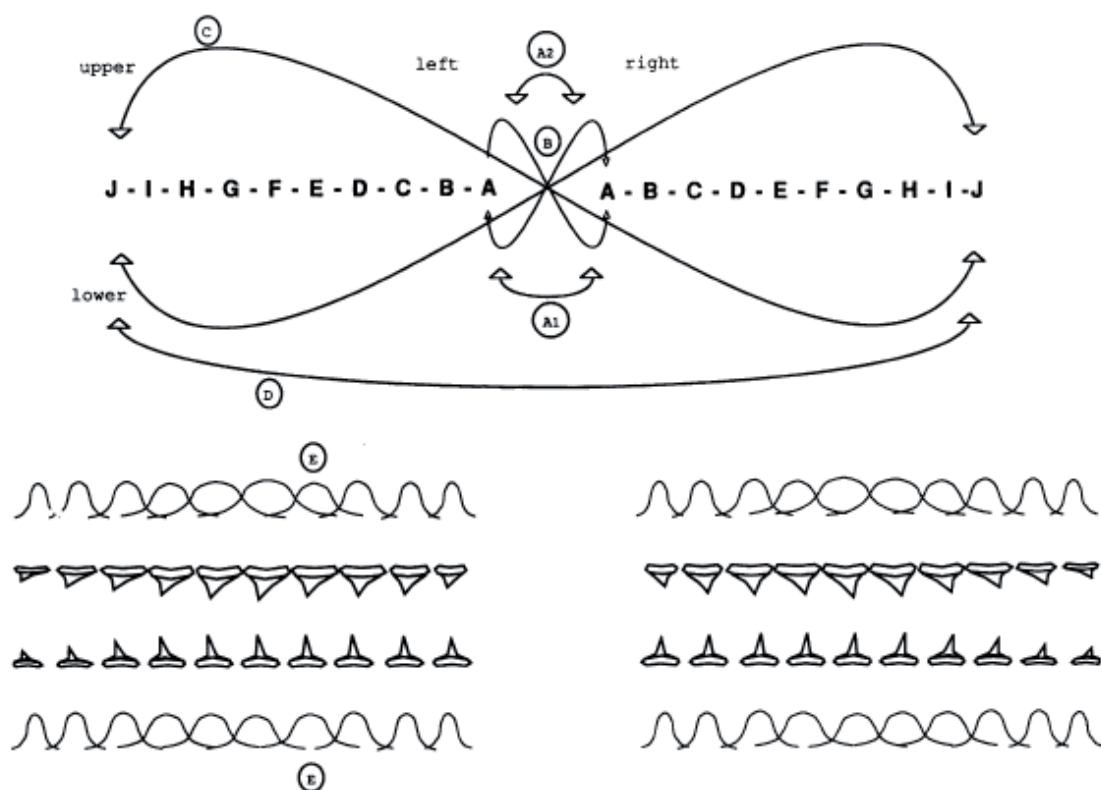


Abb. 7: Schematische Darstellung der fünf Klassen von Fehlzuweisungen im Haikiefer durch die quadratische Diskriminanz der Kieferposition und Kieferseite.

A-J sind die Pseudozahnpositionen für Ober- und Unterkiefer, linke und rechte Seite.

Doppelpfeile zeigen Regionen häufiger Fehlzuweisung. (A)-Pfeile markieren Fehlzuweisung nahe der Symphyse im Unterkiefer (A1), bzw. im Oberkiefer (A2) gehören zur anderen Kieferseite. (B)-Pfeile markieren Fehlzuweisung von Zähnen nahe der Symphyse zu Anteriorzähnen des opponierenden Kieferquadranten (Bsp. Oberkieferzahn links anterior als Unterkieferzahn rechts anterior). (C)-Pfeile markieren Fehlzuweisungen opponierender posteriorer Positionen. (D)-Pfeile markieren Fehlzuweisungen der Zähne von linker und rechter Kieferhälfte. (E)-Pfeile markieren Fehlzuweisungen von Zähnen des gleichen Kieferquadranten, dargestellt in einem Glockenformdiagramm, dass zusätzlich den Grad der Formüberlappung zeigt. Nach NAYLOR & MARCUS, 1994.



zwischen informativen und nichtinformativen Zähnen zu unterscheiden, da die Zähne selten zu Positionen fehlzugeordnet werden, die mehr als zwei Zahnpositionen von der korrekten Position entfernt sind.

Die Anwendung dieser Analyse auf einen Satz isolierter Zähne verschiedener Spezies erbrachte die Erkenntnis, dass Zähne aus extrem anteriorer und posteriorer Position so gut wie nie der Oberkieferposition E bzw. F zugeordnet wurden. Dies belegte die Tatsache, dass die Zähne der Oberkieferpositionen E und F deutlich mehr artspezifische Informationen besitzen und sich eindeutig von denen der merkmalsarmen Positionen unterscheiden lassen. Trotzdem gehörten nur 57% der zu den Oberkieferpositionen E und F zugeordneten Zähne auch wirklich an jene Positionen. Der Großteil von 29% der falsch jenen Positionen zugeordneten Zähne gehörte zu den benachbarten Positionen D und G des gleichen Quadranten. Diese Positionen haben ein vergleichbar starkes artspezifisches Signal wie die Positionen E und F. Deren Inkludierung in die, in weiteren Tests zu nutzende Gruppe der artspezifisch am aussagekräftigsten Exemplare, würde die spezifische Signalwirkung der Positionen E und F kaum abschwächen und fand daher Anwendung.

Jene Gruppe aus Zähnen der Oberkieferpositionen D, E, F, G, gewonnen aus den homologisierten Pseudozahnsets (Trainingsgruppe) wurde bezogen auf die Anwendbarkeit zur Unterscheidung verschiedener Spezies (Testgruppe) getestet und damit der Sachverhalt von Frage 3 untersucht. Die Effizienz des Einsatzes einer Diskriminanzanalyse der Zahnpositionen als ein Kriterium für die Auswahl informativer Zähne zur Artunterscheidung wurde empirisch getestet. Zunächst wurde eine Diskriminanzanalyse mit einem Trainingsdatensatz, bestehend aus den Pseudozahn- daten der vorangegangenen Untersuchung, bezogen auf die Kieferseite und die Zahnposition durchgeführt. Im Anschluss wurde mit einem Testdatensatz aus den originalen, nicht homologisierten Daten, der Phase 1 Stichprobe (Abb. 8 a), bestehend aus den nicht im Trainingsdatensatz verwendeten Zähnen, eine Klassifizierung vorgenommen, unter Verwendung der a posteriori Wahrscheinlichkeiten die aus dem Trainingsdatensatz ermittelt wurden. Die a posteriori Wahrscheinlichkeit ist die durch Vorwissen und Beobachtung resultierende Wahrscheinlichkeit über die Verteilung eines Parameters nach der Beobachtung von Stichproben (RÜGER, 1988). Alle den Positionen E und F des oberen rechten Kieferquadranten des Pseudozahnsatzes zugewiesenen Objekte wurden für weitere Tests extrahiert. Diese Teilstichprobe der Phase 1 Stichprobe, nachstehend als Phase 2 Stichprobe bezeichnet, umfasst alle von der Prozedur aus der Testgruppe ausgewählten Zähne, die optimal zur Artbestimmung geeignet sind, also die stärksten artspezifischen Signale aufweisen. Die kompositorische Aufschlüsselung der aus der Phase 2 Stichprobe gewonnenen Zahnpositionen wurde als ein Histogramm dargestellt (Abb. 8 b).



Dazu ist anzumerken, dass sich die Anzahl der Zahnpositionen an den originalen Ausgangsdaten orientiert, nicht an den homologisierten, und somit die Pseudozahnpositionen E und F eine breitere Variabilität in den Originaldaten aufweisen. Als modale Zahnpositionen wurden die Positionen E und F des rechten Oberkiefers ausgewählt, dies entspricht den Positionen mit den stärksten artspezifischen Signalen des homologisierten Pseudozahnmodells. Unterkieferzahnpositionen, extem anteriore und posteriore Positionen, sowie Positionen im linken Oberkiefer, wurden untergeordnet ausgewählt. Schließlich wurden Zähne der Oberkieferpositionen D, E, F, und G des Trainingsdatensatzes verwendet, um ein Modell zur Artunterscheidung zu generieren. Diese vier Positionen wurden ausgewählt, da sie der Mehrheit der Positionen der Phase 2 Stichprobe entsprechen (siehe Abb. 8b). Die Beobachtungen aus der Phase 2 Stichprobe wurden dann, mit Hilfe der a posteriori Wahrscheinlichkeiten wie sie für die Positionen D, E, F, und G aus dem Trainingsdatensatz gewonnen wurden, auf die Spezies übertragen. Insgesamt wurden durchschnittlich 70 % der Zähne korrekt zugeordnet. Alle falsch zugeordneten Vertreter betrafen Spezies mit sehr ähnlichen Zahnformen. Dies zeigte, dass die Untersuchungen unter Verwendung von Lineardistanzen, Unterschiede bzw. Ähnlichkeiten zwischen den Zähnen herausstellten und somit eine Artunterscheidung anhand morphometrischer Analysen möglich ist. Zwar ist der Anteil falsch zugeordneter Zähne bei der quadratischen Diskriminanzanalyse höher als jener bei der linearen Diskriminanzanalyse der Pseudozahnpositionen E und F verzeichnete, dies ist aber darauf zurückzuführen, dass die Zähne der Oberkieferpositionen E und F zur Klärung von Frage 1 a priori ausgewählt wurden.

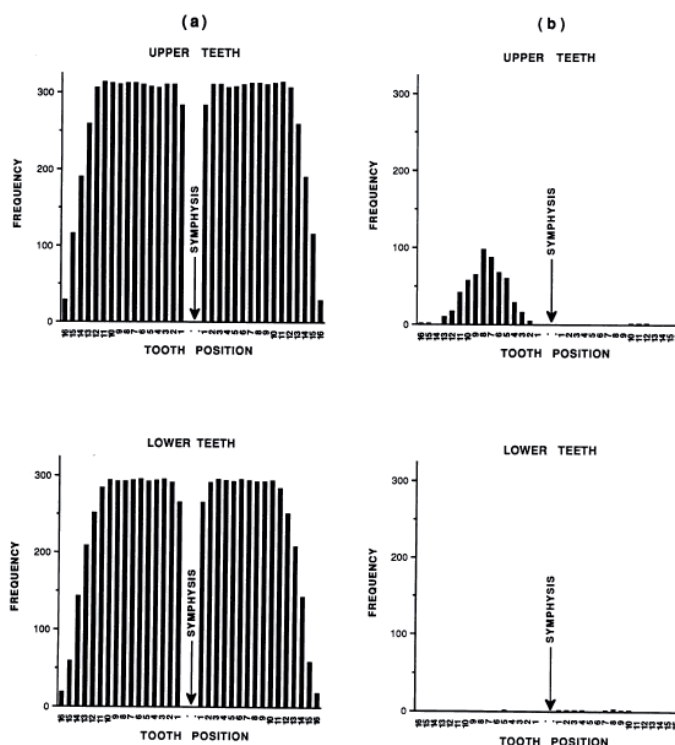


Abb. 8 a: Histogramm der Zahnpositionen der Phase 1 Testproben, abgeleitet von Daten der Individuen die nicht zur Diskriminanzanalyse von Kiefer, -Position und -Seite hinzugezogen wurden. 16 Zahnkategorien sind dargestellt, da die Daten eher zu Originalwerten als zu homologisierten Pseudozahnsets korrelieren. Dementsprechend sind Posteriorzähne schlechter repräsentiert (die meisten Species haben nicht mehr als 13 Zähne pro Quadrant).

8 b: Histogramm der Zahnpositionen der Phase 2 Testproben, mit Zähnen der Phase 1 Probe, die zu Pseudozahnpositionen E und F sortiert wurden. Die Zuweisungen basieren auf Diskriminanzfunktionen, abgeleitet aus dem Trainingsdatensatz. Aus Naylor & Marcus 1994



Die Phase 2 Stichprobe wurde aber a posteriori gewählt. Da diese Verteilungsverfahren auf Wahrscheinlichkeiten richtiger Identitäten beruhen, werden unweigerlich gelegentlich Zähne aus anderen Zahnstellungen mit einbezogen. Die zusätzliche Variation der Zahnpositionen führt zwangsweise zu einer geringeren Zuordnungsgenauigkeit, wenn eine Diskriminanzanalyse im Bezug auf die Spezies durchgeführt wird.

Als Endergebnis schlussfolgerten die Autoren, dass unter der Prämisse, dass die Kieferbezahnung fossiler Vertreter der Gattung *Carcharhinus* im Bezug auf ontogenetische, sexuelle, inter- und intraspezifische Heterodontie den gleichen Gesetzmäßigkeiten unterworfen ist wie jene der rezenten Vertreter, es ohne Weiteres möglich ist, mit dem beschriebenen Analyseverfahren auch fossile Zähne generisch zuordnen zu können.

5.3. Sliding Landmark Analyse von isolierten Zähnen der Gattung *Rhizoprionodon*

In der Arbeit von GARRY (2004) wird die morphometrische Analyse von Haizähnen auf die Gattung *Rhizoprionodon* ausgeweitet. Die Arbeit stellt eine Weiterentwicklung der Arbeiten von NAYLOR und MARCUS (1994) dar und versucht die recht guten Ergebnisse, die bei der morphometrischen Analyse von Zähnen der Gattung *Carcharhinus* mit ihren starken artspezifischen Zahnformen erzielt wurden, auch auf Gattungen zu übertragen, deren Zähne weitaus weniger stark differenzierende Attribute aufweisen. Die Präparation und Datenaquise wurde auf die gleiche Weise wie bei NAYLOR & MARCUS (1994) durchgeführt. Insgesamt wurden 829 Zähne der morphometrischen Analyse unterzogen, wobei 744 Zähne von 37 rezenten Individuen stammten und 85 fossile Zähne getestet wurden. Im Einzelnen waren dies fünf der sieben rezenten Arten von *Rhizoprionodon* (*Rh. acutus*, *Rh. lalandii*, *Rh. longurio*, *Rh. porosus*, *Rh. terranova*), die eng verwandte Art *Loxodon macrorhinus* und die im Bezug auf die Morphologie der Zähne ähnlichen Spezies aus der Familie der Hammerhaie *Sphyrna zygaena*, *Sphyrna lewini* und *Eusphyra blochii*. Die Zähne wurden, in Aufsicht auf die linguale Seite, fotografiert und mit Hilfe eines Bildverarbeitungsprogramms (Adobe Photoshop CS4) optimiert. Anschließend wurden 9 Landmarkpunkte ausschließlich entlang der Kronenkante abgetragen. Die Krone ist der im Bezug auf physische und chemische Zerstörung widerstandsfähigste Teil des Haizahnes. Sie liegt meistens intakt vor und nimmt auch durch die Präparation selten Schaden. Für den Bereich der Wurzel wurden keine Landmarkpunkte abgetragen, da diese oft lediglich fragmentarisch vorliegt und auch durch Reinigung oder Präparation häufig beschädigt wird. Die X-Y-Koordinaten der Landmarkpunkte wurden mit dem Programm tpsDig 1.36 aus dem Softwarepaket von ROHLF digitalisiert (<http://life.bio.sunysb.edu/ee/rohlf/software.html>).



Varianzen, die nicht die Form betreffen, wie unterschiedliche Größe oder Orientierung der Zähne, wurden Mithilfe einer GPA (tps Relw 1.31; <http://life.bio.sunysb.edu/ee/rohlf/software.html>) entfernt. Aus den homologisierten Daten wurden die Formunterschiede als ein Satz aus partiellen Krümmungswerten ('partial warp scores', (BOOKSTEIN, 1991) und Gleichverteilungskomponenten (BOOKSTEIN, 1996b; ROHLF & BOOKSTEIN, 2004) ermittelt. Die partiellen Krümmungswerte stellen für jeden Zahn die Formabweichung von einer Konsenszahnform, berechnet als Querschnittsform aller Zähne, dar (BOOKSTEIN, 1991). Abbildung 9 zeigt die Konsenszahnform, berechnet aus den Formen aller 829 der Arbeit zugrunde liegenden Zähne. Für die multivariaten statistischen Analysen kam das Programm JMP 5.0 zum Einsatz (<http://life.bio.sunysb.edu/ee/rohlf/software.html>). Eine Weiterentwicklung zu den Arbeiten von NAYLOR & MARCUS stellte die Anwendung der 'semi-landmarks' Methode nach BOOKSTEIN (1997) dar, da mit dieser Methode Variationen auch an Formen ohne offensichtlich homologe Punkte, wie etwa die Schneidekante eines Haizahns, beschrieben werden können. Als bewegliche 'semi-landmarks' wurden Typus III Landmarks (Siehe Abschnitt 4.1.1.) (dargestellt als offene Kreise, Abb. 9) gewählt. Die monognathen und digynathen Zahnformvarianzen, Unterschiede zwischen fossilen und rezenten Spezies, intra- bzw. interspezifische Variabilitäten wurden Mithilfe einer multivariaten Varianzanalyse (MANOVA) untersucht. Die Zahnposition als wesentlicher Faktor wurde als Kovarianz dem Datensatz beigelegt und eine dementsprechende multivariate Kovarianzanalyse (MANCOVA) durchgeführt. Die differierende Zahnanzahl pro Kieferast wurde mit der Methode des homologisierten Pseudozahnsatzes von NAYLOR & MARCUS (1994) gelöst. Die Koordinaten eines jeden homologisierten Zahnes wurden dann zur Rekonstruktion der verwandtschaftlichen Formattribute verwendet. Die Integration von morphologischen

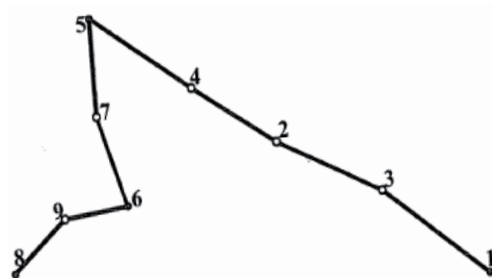
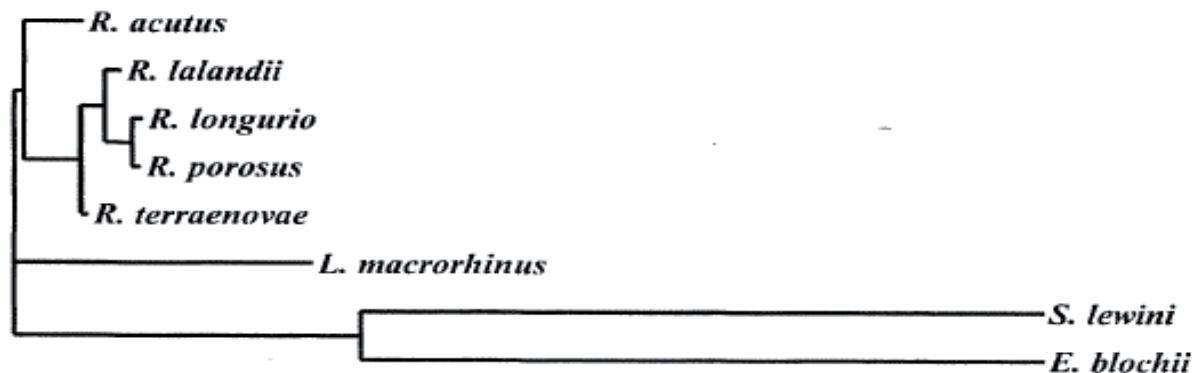


Abb. 9:

- links: Konsenszahnform, errechnet als Durchschnittsform aller 829 rezenten und fossilen Zähne. Schwarze Punkte markieren feste Landmarks (Typ I), weiße Punkte markieren semi-Landmarks (Typ III)
- unten: Rag-1 Stammbaum für die untersuchten Spezies mit relativen Astlängen. Aus GARRY, 2004.





Informationen in phylogenetische Stammbäume gibt Auskünfte über den Grad und die Art und Weise der Formveränderung von Zähnen im Laufe der Evolution. Zahnstammformen wurden für jede der homologisierten Zahnpositionen theoretisch geschätzt, indem ein auf maximalen Wahrscheinlichkeiten basierender phylogenetischer Stammbaum mit relativen Verzweigungslängen benutzt wird (aus Rag-1 Sequenzdaten, FARIA et al., Abb. 9 unten). Die Berechnungen liegen dem Algorithmus zur Abschätzung von Verwandtschaftsgraden des Programms tpsTree 1.17 zugrunde (<http://life.bio.sunysb.edu/ee/rohlf/software.html>). Die Methode vergleicht die Produkte einer Matrix der Regressionskoeffizienten und einer Matrix der unbekannten Abstammungsverhältnisse im Verhältnis zu den bestimmten Schätzwerten. Im Ergebnis stand eine Matrix der Abstammungsverhältnisse. Die Methode beruht auf dem 'squared-change parsimony'-Evolutionsmodell, dass die Zweiglänge in den Stammbaum mit einbezieht und der Brown'schen Bewegung im Sinne einer Zufallsbewegung folgt (ROHLF, 2002). An jeder Verzweigung wurden hypothetische Stammformen berechnet um Änderungen der Zahnform im Stammbaumverlauf zu beleuchten. Auf diese Weise konnten auch phylogenetische Effekte, wie unabhängige Datenpunkte, entfernt werden, so dass die Zähne verwandter Arten mit Hilfe von Standard-Statistikmethoden verglichen werden konnten (RIDLEY, 1983). Die geschätzten theoretischen Stammformen und die homologisierten modernen Zähne wurden anschließend mit den fossilen Zähnen verglichen, um zu erfahren, welche den fossilen am nächsten stehen. Um festzustellen, wie gut die geschätzten theoretischen Stammformen die tatsächlichen Stammzahnformen wiedergeben, wurde der jedem Fossil am nächsten stehende Nachbar bestimmt, indem die Euklidische Distanz zwischen fossilen und nicht fossilen Formen berechnet wurde. Die den fossilen Zähnen am nächsten stehenden Zahntypen wurden gespeichert und die Zählungen eines jeden Typs mithilfe von χ^2 Tests verglichen. Ober- und Unterkieferzähne wurden separat verglichen. Würden die fossilen Formen den geschätzten theoretischen Stammformen näher stehen, würde die phylogenetische Zahnformentwicklung dem Modell evolutionärer Formentwicklung Brown'scher Bewegungen, entsprechen. Euklidische Distanzen wurden ebenso berechnet um zu bestimmen, ob fossile Zähne bestimmten Positionen näher stehen als anderen.

Aus den Ergebnissen der Hauptkomponentenanalysen wurde deutlich, dass monognathische Formunterschiede entsprechend der Zahnpositionen kaum unterschieden werden konnten (Abb. 10 A), wohingegen dignathische und interspezifische, also zwischen Ober- und Unterkieferzähnen sowie zwischen den Arten deutlich hervortraten (Abb. 10 B-E). Auch konnten fossile und rezente Zähne klar unterschieden werden (Abb. 10 C-E). Die Überlappungsbereiche der jeweiligen Ober- und Unterkiefergruppen spiegelten größtenteils posteriore und posterolaterale Zahnpositionen wider.



Daraus wurde geschlussfolgert, dass Zähne aus dem Frontalbereich des Kiefers stärker ausgeprägte spezifische Merkmale aufweisen als Zähne aus dem hinteren Kieferbereich. Die Ergebnisse der MANCOVA Analyse zeigten signifikante Unterschiede zwischen fossilen und rezenten Zähnen, Ober- und Unterkieferzähnen, verschiedenen Spezies und Zähnen der Gattung *Rhizoprionodon* gegenüber den anderen Arten.

In Abbildung 11 A-B sind in einem Kieferplot pro Spezies die aus einer PCA gewonnenen durchschnittlichen Informationen aller Zähne auf die jeweiligen 10 homologisierten Kieferpositionen verteilt, dargestellt. Die sich zum Teil kreuzenden Kurvenverläufe jenes PCA Plots zeigen an, dass die Zahnpositionen der einzelnen Spezies nicht einzeln miteinander verglichen werden können, da es keine einheitlichen, artspezifisch-morphologischen Kenngrößen im Bezug auf Formähnlichkeiten oder Formunterschiede für jede einzelne Zahnposition gibt. Wären für alle Spezies einheitliche Regeln vorhanden, würden die Kurvenverläufe der Arten, parallel und klar morphologisch unterscheidbar sein.

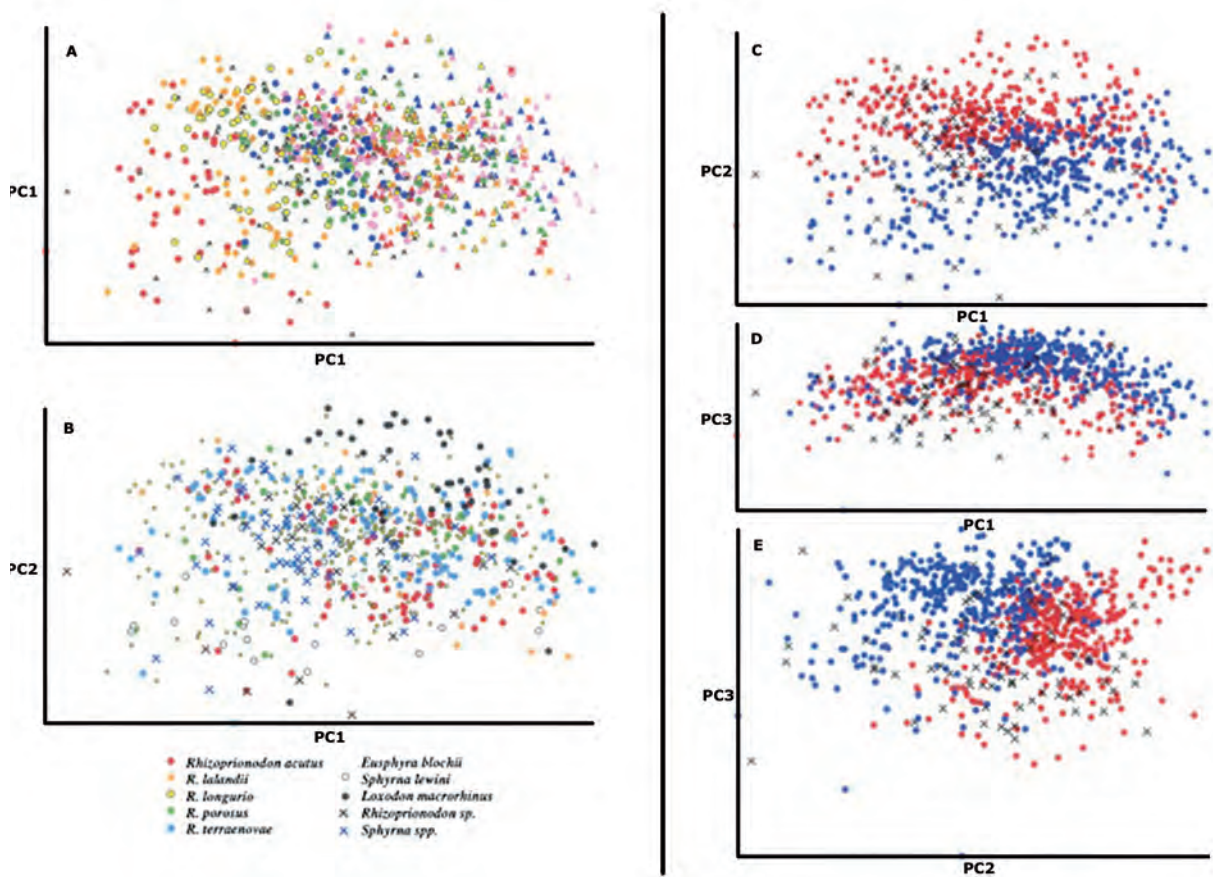


Abb. 10:

– links: PCA-Plot aller 829 Zähne; A – farblich sortiert nach Zahnposition; B – farblich sortiert nach Spezies; X – fossile Zähne
 – rechts: PCA-Plot aller 829 Zähne farblich nach Ober- und Unterkiefer unterschieden; rot – entspricht Oberkieferzähnen; blau – entspricht Unterkieferzähnen. Die verschiedenen Achsenkombinationen zeigen, dass moderne und fossile Zähne auf separat verschachtelten Flächen liegen. Aus GARRY, 2004.



Dass es signifikante Zahnpositionen der Speziesinteraktion gibt, wie durch die MANCOVA Analyse bestätigt wurde, wird durch diese Erkenntnis ebenfalls gestützt. Die Positionen würden den Kreuzungsbereichen des PCA Plots entsprechen. Die quadratische Darstellung der Kieferverläufe zeigt Abb 11 C-D. Die PCA der homologisierten Daten für Rezentformen, hypothetische Stammformen und Fossilformen zeigte, dass viele Muster moderner Zahnformen auch bei den homologisierten oder den Stammformen vorkommen (Abb. 12). Sowohl homologisierte moderne Formen als auch die geschätzten hypothetischen Stammformen zeigen klar getrennte Kieferpositionen und eigene Kieferverläufe im PCA Plot. Ebenso lassen sich die Zähne in Ober- und Unterkieferzähne unterscheiden, die sich wie bei den originalen Zähnen in den posterioren Kieferbereichen überlappen. Das zeigte, dass die homologisierten Daten die Musterverteilung der Originaldaten kaum verfälschen. Alle hypothetischen Stammformen und die Fossilformen liegen im Bereich der homologisierten modernen Zahnformen, wobei der Hauptteil der fossilen Zähne in einer engen Gruppe zwischen den homologisierten Ober- und Unterkieferzähnen liegt. Die Euklidischen Distanzen und der χ^2 Test zeigten, dass die fossilen Zähne den rezenten Zähnen ähnlicher sind als den hypothetischen Stammformen. Die Euklidischen Distanzen zeigten weiterhin, dass der Großteil der fossilen Zähne der homologisierten Zahnposition 1 entsprechen, gefolgt von Position 2 und 3. Position 1 entspricht dabei der realen Kieferposition 2, da die Zähne der Symphyse nicht in die Analyse mit einbezogen wurden.

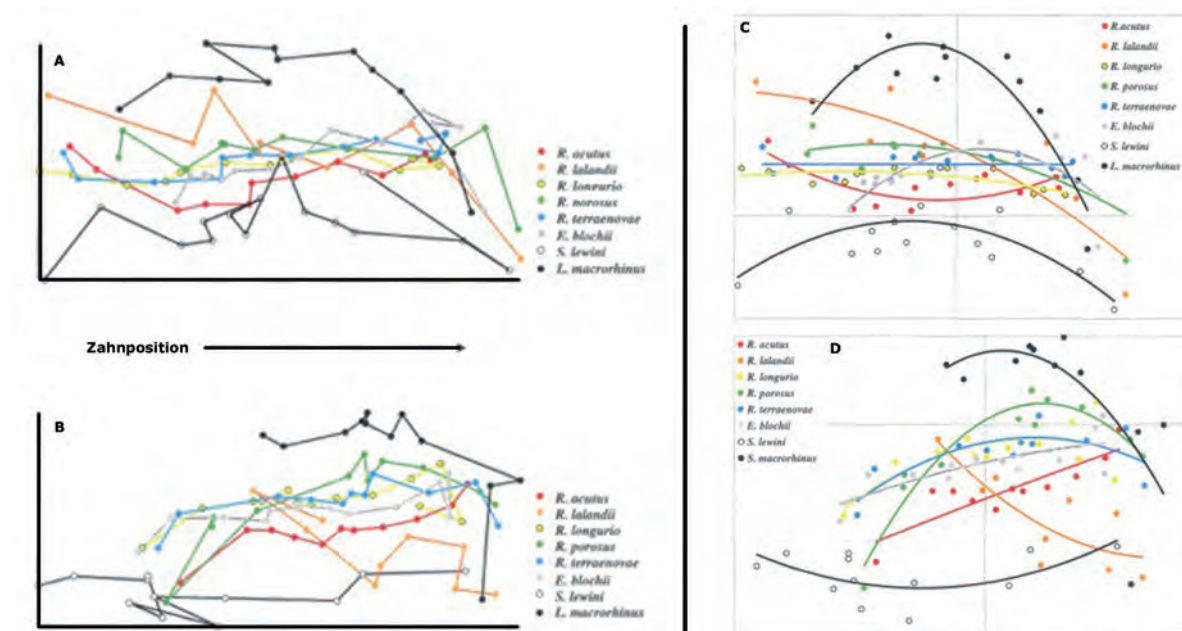


Abb. 11:

– links: Durchschnittliche Kieferverläufe. Die sequenzielle Zusammenfassung der Zähne gibt den kontinuierlichen Verlauf der Formveränderung der Zähne wieder. Zahnposition 1 ganz links, nach rechts zunehmende Zahnposition. A – Oberkiefer; B – Unterkiefer
– rechts: Quadratische Kurvenanpassung der durchschnittlichen Kieferverläufe. Jede Spezies mit separater Kurve. Die Kurven wurden in 10 Bereiche, den homologisierten Zahnpositionen entsprechend unterteilt. C – Oberkiefer; D – Unterkiefer Aus GARRY, 2004.



Die wesentlichen Aussagen der Arbeiten von GARRY 2004 sind die folgenden:

1. Die Zahnformen zeigten monognathisch die eigenständigsten Merkmale.
2. Die Zähne zeigten im anterolateralen Kieferbereich wesentlich stärkere eigenständige Merkmale als im posterolateralen bzw. posterioren Bereich.
3. Zähne konnten nach Gattungen unterschieden werden, Unterscheidungen innerhalb der Gattung *Rhizoprionodon* waren nicht möglich.
4. Wurden fossile Zähne mit den hypothetischen Stammformen verglichen zeigte sich, dass die fossilen Zähne eher den rezenten Formen ähneln als den hypothetischen Stammformen der phylogenetischen Ahnen. Damit folgt die phylogenetische Entwicklung von Haizähnen nicht dem Modell der Brown'schen Bewegung.

Die Analyse von GARRY brachte Unterschiede der äußeren Morphologie zwischen fünf *Rhizoprionodon*-arten, *Sphyrna lewini* und *Loxodon macrorhinus* zu Tage, aber nicht zwischen den einzelnen Spezies von *Rhizoprionodon*. Die äußere Morphologie echter fossiler Zähne steht jener

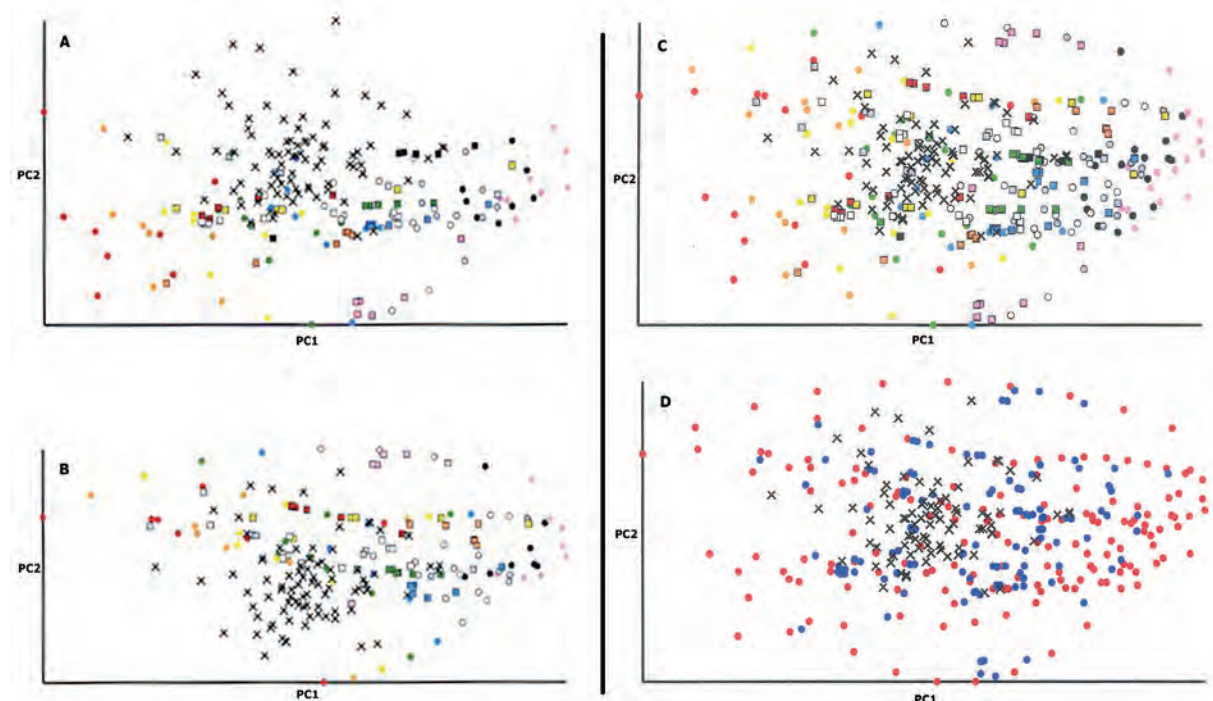


Abb. 12:

- links: Formvergleich moderner homologisierter Zähne (Kreise), hypothetischer Stammformen (Kästchen), fossile Zähne (X); beide Plots zeigen farbliche Unterscheidung der Kieferposition; A – Oberkiefer; B – Unterkiefer
- rechts: Formvergleich moderner homologisierter Zähne (Kreise), hypothetischer Stammformen (Kästchen), fossile Zähne (X); C – farbliche Unterscheidung der Kieferposition; D – farbliche Unterscheidung nach modernen homologisierten Zähnen (rot), hypothetischen Stammformen (blau), fossilen Zähnen (X); Aus GARRY, 2004.



moderner Haie näher als hypothetischen Stammformen. Ein Brown'sches Bewegungsmodell der Formevolution wurde auf geschätzte hypothetische Stammformen angewendet und die nicht überein zu bringenden fossilen und hypothetischen Formen führten zur Schlussfolgerung, dass die phylogenetische Entwicklung von Haizähnen nicht nach dem Prinzip Brown'scher Bewegung funktioniert. Die Ursache dieses Umstandes liegt in der funktionalen Natur von Haizähnen, die ganz wesentlichen Einfluss auf die erfolgreiche Anpassung und Einnischung in sprunghaft veränderliche Habitate haben. Haie sind hervorragend geeignet um Methoden zur Stammformprognose zu testen, da ihre fossilen Hinterlassenschaften bereits Stammformen darstellen, die mit hypothetischen Stammformen verglichen werden können.

5.4. Kombination von PCA Analysen, Goodall's F-Test und CVA bei der morphometrischen Analyse fossiler wie rezenter Vertreter der Gattung *Isurus*

Eine Studie, die Methoden der geometrischen Morphometrie von PCA Analysen, Goodall's F-Test und eine CVA zur Untersuchung von rezenten Zähnen der Gattung *Isurus* miteinander kombiniert, ist die Arbeit von WHITENACK & GOTTFRIED (2010). Die Autoren versuchten durch quantitative analytische Techniken bessere Möglichkeiten und eine objektivere Sichtweise auf taxonomische Bestimmungen zu finden, als dies qualitativ traditionelle morphologische Methoden zu leisten im Stande sind. Ähnlich wie in den Konzepten zuvor sollten diese Ergebnisse auf fossile Exemplare übertragen werden. Die Autoren nutzten Zahnsets bestehend aus den ersten 7 Zähnen von 10 adulten Individuen der Spezies *Isurus oxyrinchus* und 11 adulten Individuen der Spezies *Isurus paucus*. Die Symphysenzähne wurden hierbei nicht berücksichtigt. Zwar gehören die betrachteten Spezies zur Familie der Lamnidae, die sich in wesentlichen morphologischen Punkten klar von den Vertretern der Carcharhinidae unterscheiden, trotzdem soll die Herangehensweise der Autoren näher betrachtet werden, da sie die am weitest entwickelten morphometrischen Methoden und die fortschrittlichsten Programme in ihrer Arbeit benutzten. Sämtliche Erkenntnisse ihrer Untersuchungen sind ohne Weiteres auch auf die vorliegende Arbeit übertragbar. Die Diskussion der Ergebnisse erlaubt Schlussfolgerungen zur Methodik und deren Interpretation ist von großem Nutzen übertragen auf die Familie der Carcharhinidae. Die Zähne wurden in orthogonaler Aufsicht auf die Labialseite fotografiert, da zum Teil artikulierte Kiefer benutzt wurden und die einzelnen Zähne nicht freipräpariert werden konnten. Die Bilder wurden mit Hilfe des Programms tpsDig (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>) digitalisiert und 7 Landmarks abgetragen (Abb. 13). Um Varianzen zwischen den Spezies zu minimieren wurden die so gewonnenen Formdaten nach der GPA Methode homologisiert ('Generalised Least Squares Procrustes Superimposition' nach ROHLF & SLICE, 1990).



Als Programm diente CordGen6 aus dem frei zugänglichen Softwarepaket Integrated Morphometrics Program (IMP) von H. D. Sheets (<http://www2.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>). Um zu testen, ob die Formdaten der Zähne von *Isurus oxyrinchus* und *Isurus paucus* mit Verfahren geometrischer Morphometrie unterschieden werden können, wurde mit Hilfe Goodall's F-Test, einem Verfahren mit wiederholter Probenahme, untersucht, ob die Zähne der beiden Spezies statistisch different sind. Anschließend wurde mittels einer CVA visuell dargestellt, welche Formattribute die beiden Spezies am besten separieren. Die Programme, die für beide Analysen zum Einsatz kamen, sind ebenfalls Bestandteil des IMP (TwoGroup6, CVAGen6). Die Achsen des durch die CVA generierten, auf Linearkombination der Variablen basierende Koordinatensystems, bemessen die Formvariationen zwischen den Gruppen und machen diese grafisch erkennbar (ZELDITCH et. al. 2004). Da die CVA auf die Zerlegung von Eigenwerten basiert, ist bei zwei zu untersuchenden Gruppen lediglich eine einachsige Darstellung möglich. Daher wurde zuerst eine die Zahnposition vernachlässigende CVA gestartet, die die Gruppe unsortierter Zähne präsentiert. Danach wurden zwei separate CVA's, eine für die anterioren (Position 1 und 2) und eine für die lateralen Zähne (Position 4 bis 7) gestartet und somit der bekannten monognathischen Heterodontie Rechnung getragen. Zahnposition 3 wurde ausgespart, da diese Position eine Übergangsform darstellt. Mit dieser a priori Aufteilung der Daten versuchten die Autoren die morphologischen Eigenschaften der posterioren und lateralen Positionen und deren artspezifische Aussagekraft getrennt zu beleuchten. Zur Klärung der Frage inwieweit diese morphologischen Aspekte die beiden Speziesgruppen unterscheiden, wurde die Testfunktion der Rückzuordnung des Programms CVAGen6 benutzt ('reassignment test function'). Diese Funktion berechnet zunächst die Durchschnittsformwerte für jede Gruppe und vergleicht anschließend die MAHALONOBIS-Distanzen zwischen jedem Einzelwert und den Durchschnittswerten. Die Individuen werden dann der Gruppe mit den nächsten Durchschnittswerten zugeordnet. Sollten auf diese Weise Spezies der gleichen Gattung, mit sehr ähnlichen morphologischen Zahnattributen, durch die Prozedur unterschieden werden können, so sollte es nach Auffassung der Autoren auch bei fossilen Verfahren dieser Gattung möglich sein. Um festzustellen ob die fossilen Arten *Isurus hastalis*

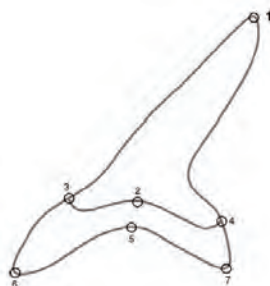


Abb. 13: Positionen der 7 zur geometrisch morphometrischen Analyse abgetragenen Landmarks. 1 - Apex der Kronenhauptspitze, 2 - Zentrum der inneren Wurzelaufwölbung, 3/4 - Übergang von Wurzel zu Krone, 5 - maximale äußere Wurzelaufwölbung, 6/7 Apex bzw. äußerste Punkte der Wurzelloben. Aus WHITENACK & GOTTFRIED (2010).



und *Isurus xiphodon* sich substantiell in ihren morphologischen Attributen unterscheiden, wurde eine Analyse entsprechend jener für die rezenten Vertreter durchgeführt. Auffällig und kritisch anzumerken ist der Umstand, dass diesmal, entgegen der Verfahrensweise bei den rezenten Formen, die Lingualseite der Zähne zum Abtragen der Landmarks benutzt wurde!

Die Plots der CVA's sind in Abbildung 14 dargestellt.

Die wesentlichen Schlussfolgerungen haben die Autoren wie folgt zusammengefasst:

1. Die Zähne der rezenten *Isurus oxyrinchus* und *Isurus paucus* unterscheiden sich signifikant in ihren morphologischen Attributen ($F = 9.29$, $P = 0.003$). Werden alle Zähne in der Analyse berücksichtigt ergibt sich eine korrekte Spezieszuordnung von 72,9 %.
2. Werden die posterioren und lateralen Zähne getrennt analysiert, zeigte sich eine wesentlich bessere Zuordnung. 85,4 % der anterioren Zähne wurden korrekt zugeordnet. Bei den lateralen Zähnen waren es 82,4 %.
3. Auch die Zähne der fossilen Arten *Isurus hastalis* und *Isurus xiphodon* unterscheiden sich signifikant in ihren morphologischen Attributen ($F = 19.82$, $P = 0.003$). Werden alle Zähne in der Analyse berücksichtigt ergibt sich eine korrekte Spezieszuordnung von 86,4%.
4. Werden die posterioren und lateralen Zähne getrennt analysiert, zeigte sich eine wesentlich bessere Zuordnung. 97,8 % der anterioren Zähne sind korrekt zugeordnet worden. Bei den lateralen Zähnen waren es 83,7 %.

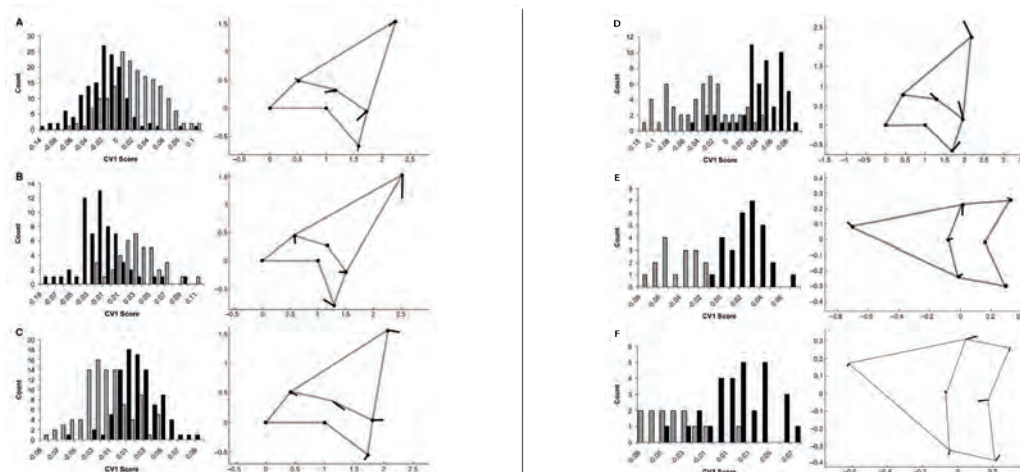


Abb. 14: CVA der Procrustes-Landmarks

– links: *I. oxyrinchus* und *I. paucus*; – rechts: *I. hastalis* und *I. xiphodon*. Die Balkenhistogramme geben die Anzahl der CV1 Treffer wieder, schwarze Balken *I. oxyrinchus* (links) bzw. *I. hastalis* (rechts), graue Balken *I. paucus* (links) bzw. *I. xiphodon* (rechts). Die Vektorplots zeigen die CV1-Variation bei zunehmend positiven Werten. A – alle Zahnpositionen, B – nur anteriore Zähne (Pos. 1 & 2), C – nur laterale Zähne. Nach WHITENACK & GOTTFRIED (2010).





Kapitel II

Aufgabenstellung, Material und Methodik



1. Schlussfolgerungen aus den betrachteten morphometrischen Verfahren.

1.1. Problemfaktor Mensch

Die im letzten Abschnitt betrachteten morphometrischen Verfahren bedienten sich entweder manueller geometrischer Datenerfassung oder dem Setzen von Landmark-Positionen auf den Aufsichtabbildungen der zu untersuchenden Zähne. Ganz unabhängig von den jeweiligen Ergebnissen, spielt bei all diesen Verfahren eine wesentliche Komponente zur Gewinnung der Datengrundlage eine wichtige Rolle – der Mensch. Es werden manuell entweder Messstrecken oder markante Punkte abgetragen, anhand derer die äußere Morphologie der Objekte mit möglichst wenig Daten, so genau wie möglich beschrieben werden können. Die Einschätzung, welche Lage ein Landmarkpunkt auf dem Messobjekt besitzt oder wo die Messstreckenendpunkte liegen, hängt zu großen Teilen davon ab, wie die festgelegte Definition der Landmarkpositionen interpretiert wird und welchen Erfahrungsschatz der „Vermesser“ hat. Das legt die Vermutung nahe, dass unterschiedliche Vermesser auch unterschiedliche Ergebnisse bei der Positionierung liefern. Ganz besonders schwierig scheint es in diesem Zusammenhang zu sein, Landmarkpunkte der Kategorie 2 und 3 zu setzen, also Punkte deren Lage sich in ihrer Eindeutigkeit nicht unbedingt mit einfachen geometrischen Regeln definieren lässt. Nehmen wir als Beispiel die 13 definierten Landmarks für die Zähne von Vertretern der Gattung *Carcharhinus* aus der Arbeit von NAYLOR & MARCUS (1994) und versuchen diese auf verschiedene Exemplare der Gattung anzuwenden.

Als Beispiel dient ein Oberkieferzahn der Position 7 von *Carcharhinus longimanus* (Abb. 15). Mit Ausnahme der Punkte für die Kronenspitze (d), der Position der Nährfurche (l), sowie den inneren Punkten k, l und m, scheint die eindeutige Lage der restlichen Punkte fragwürdig.

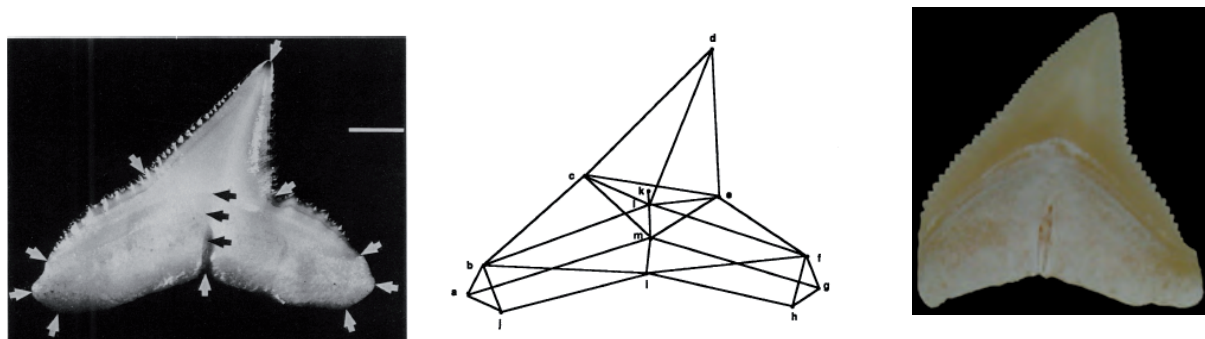


Abb.15: Beim Versuch der Übertragung der manuellen Landmarksetzung aus NAYLOR & MARCUS (1994) auf einen Oberkieferzahn der Position 7 von *Carcharhinus longimanus*, ergeben sich Probleme bei der Punktdefinition. Die Punkte d, k, l, m sind relativ eindeutig definiert. Alle anderen Punkte sind schwer zu bestimmen. Umgearbeitet und erweitert aus NAYLOR & MARCUS (1994).

Es liegt folglich im Bereich des Möglichen, dass je nach Vermesser unterschiedliche Positionen markiert werden. Auch bei der Vermessung durch ein und dieselbe Person könnte das Setzen der Landmarks abhängig von der „Tagesform“ und somit variabel sein.

1.2. Test der Genauigkeit manueller Landmarksetzung

Um die zuvor aufgestellte These zu testen, wurde ein Versuch gestartet, bei dem verschiedene Personen bei einer kleinen Auswahl an Zähnen, Landmarks mit vorher definierten Positionen setzten (Abb. 16). Danach wurde untersucht inwieweit sich die gesetzten Positionen von einander unterscheiden. Der Versuchsaufbau sah vor, dass von fünf Testpersonen eine wiederholte Positionierung von jeweils 10 Landmarks auf 11 verschiedene Zahnabbildungen verschiedener Vertreter der Carcharhidae durchgeführt wird. Die Versuchszahl ist zusammengekommen 14.

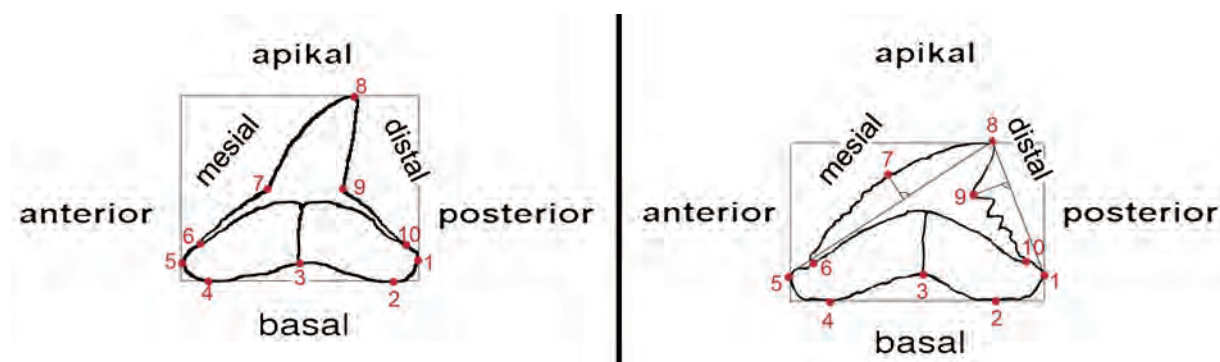


Abb. 16: Schema der Landmark-Positionierung

- 1 - Äusserster posteriorer Punkt der Wurzel, der die y-Achse schneidet
- 2 - Äusserster basaler Punkt des dextralen Wurzellobus der die x-Achse schneidet
- 3 - Basis der zentralen Nährfurche
- 4 - Äusserster basaler Punkt des sinistralen Wurzellobus der die x-Achse schneidet
- 5 - Äusserster anteriorer Punkt der Wurzel der die y-Achse schneidet
- 6 - Übergang Wurzel zur Krone
- 7 - Übergang Kronenschulter zur Kronenspitze (Knick) oder wenn kein Übergang erkennbar ist, maximaler Abstand zur Schneidekante einer senkrecht auf der Geraden von Punkt 8 zu Punkt 5 verlaufenden Gerade
- 8 - Kronenspitze
- 9 - Übergang Kronenschulter zur Kronenspitze (Knick) oder wenn kein Übergang erkennbar ist, maximaler Abstand zur Schneidekante einer senkrecht auf der Geraden von Punkt 8 zu Punkt 1 verlaufenden Gerade
- 10 - Übergang Wurzel zur Krone

Die Ergebnisse sind in Abbildung 17 dargestellt. Es wird deutlich, dass eine enorme Varianz bei der Positionierung der verschiedenen Landmarks existiert und dies nicht nur zwischen den verschiedenen Personen welche die Landmarks gesetzt hatten, sondern auch, wenn nur eine Person in mehreren Durchgängen die stets gleiche Folge an Zähnen zu markieren hatte. Dieser einfache Versuch verdeutlicht auf sehr anschauliche Weise, dass bereits am Beginn einer jeden morphometrischen Analyse ein enormes Grundpotential für Fehler existiert, einfach indem der sehr individuell und subjektiv urteilende Mensch darüber entscheidet welche Landmarkpunkte in die folgenden multivariaten Analysen einfließen. Hierbei ist nicht auszuschließen, dass sich mögliche Fehler oder Varianzen während der Setzung von Landmarks, im darauf folgenden Prozedere von Datenumrechnungen und Anpassungen statistischer Homologisierung, weiter potenzieren und dadurch die Vergleichbarkeit der Daten, deren artspezifische Aussagekraft und die Rückschlussmöglichkeiten im Bezug auf verwandtschaftliche Verhältnisse, in Frage stellen.

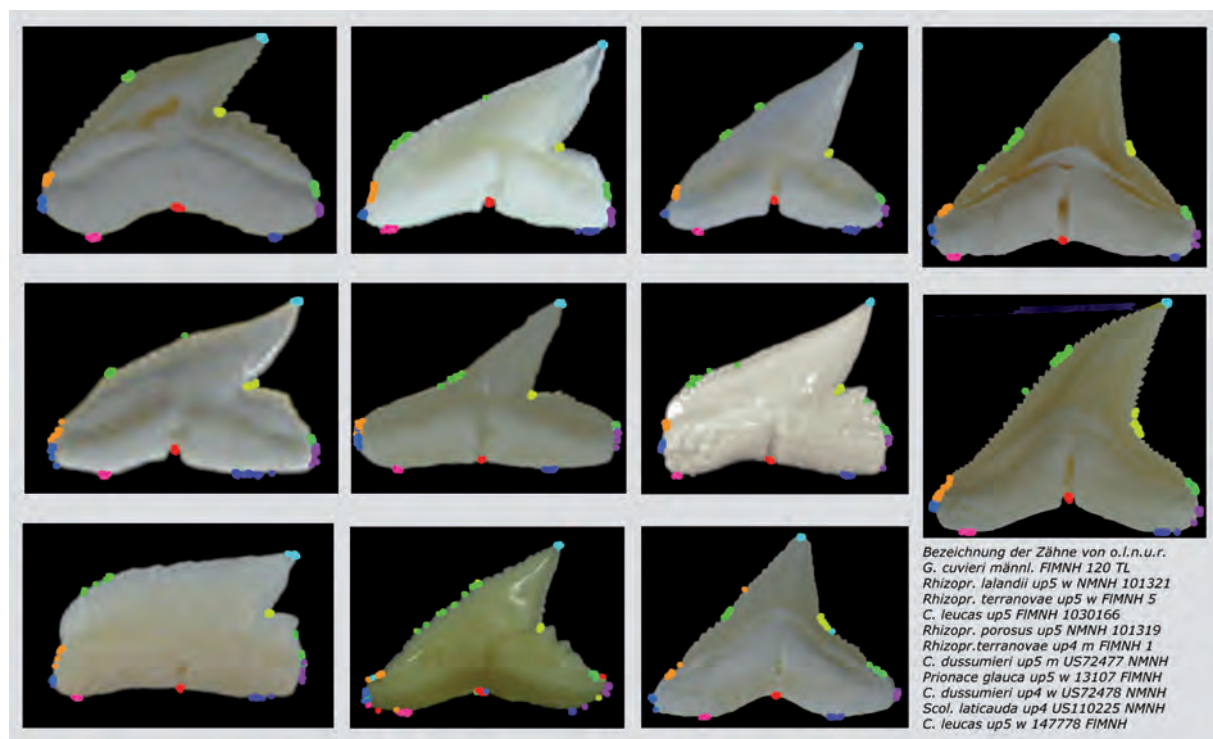


Abb. 17: Ergebnisse der manuellen Landmarksetzung an Zähnen der Oberkieferposition 4 oder 5 von verschiedenen Spezies der Carcharhinidae. Die manuelle Landmarksetzung wurde durchgeführt von fünf verschiedenen instruierten Probanden. 10 Landmarks pro Zahn wurden gesetzt, in jeweils drei Durchgängen mit einem Zeitabstand zwischen den Durchgängen von mindestens einem Tag (ein Proband mit nur zwei Durchgängen). Auffällig ist die, besonders an Landmarkpunkten der Kategorie 3, variable Punktsetzung.



1.3. Problem variabler Zahnanzahl pro Kiefer

NAYLOR & MARCUS (1994) betonten in ihrer Arbeit, dass aus der Methode der homologisierten Zahnpositionen fehlende oder verfälschte Daten eines Originalzahnes sich als Fehler in 2 bis 3 Pseudozähnen fortpflanzt, also Pseudozähne mit ebenso fehlerhaften Daten resultieren würden. Damit vergrößern sich mögliche Lücken im Datenpool und werden automatisch auf Pseudozahnpositionen intakter Originalzähne übertragen. Wie schon im entsprechenden Abschnitt festgestellt, potenziert sich durch diese Art der Homologisierung zusätzlich auch der Fehler bei Messungenauigkeiten! Fehlerhafte Messungen werden zwangsweise auch auf Daten folgender Zahnpositionen übertragen. Aus diesem Grund ist die Methode der Pseudozahnsätze zwar sehr gut geeignet, Kiefer mit verschiedener Anzahl an Zähnen in ein allen gemeinsames Grundmodell zu überführen und statistisch vergleichbar zu machen, allerdings verstärkt diese Methode die menschliche Komponente zusätzlich. Möchte man die Datenaquise für die morphometrische Analyse objektiv gestalten, ist eine Verfahrensweise, die Formdaten homologisiert, zu vermeiden.

1.4. Schlussfolgerungen für die vorliegende Arbeit

Aus den im vorherigen Abschnitt genannten Gründen, beschäftigt sich die vorliegende Arbeit zunächst mit der grundsätzlichen Suche nach artspezifischen Attributen, deren mathematische Beschreibung soweit als möglich ohne menschlich - manuelle Datenaquisition auskommt. Ausschließlich deskriptiv muss dabei natürlich erst einmal untersucht werden, welche zahnmorphologischen Attribute wirkliche artspezifische Relevanz besitzen. Sind diese Attribute detektiert und kategorisiert worden, gilt es mit Hilfe rechnergestützter Formerkennung (digitale Bildverarbeitung, Mustererkennung), Programme zu entwickeln, welche die äußere Gestalt der Zähne mit hoher spezifischer Erkennungsrate (SCHÖNHERR, 2011 Mustererkennung, Vorlesung HTWK Leipzig 2011) selbstständig digital erfassen und als multivariate Datenkomplexe speichern können. Diese Datenkomplexe sollten dann miteinander verglichen werden können, ohne dass der Mensch einen weiteren manipulierenden Einfluss ausgeübt hat. Auf diese Weise wird sich zeigen, ob jene vom Rechensystem erfassten Attribute für jede Spezies und jede Zahnposition solch charakteristische Muster aufweisen, dass sie zur Speziesunterscheidung herangezogen werden können. Des Weiteren kann analysiert werden, ob morphologische Verwandtschaften auch auf taxonomische Verwandtschaften hindeuten oder übertragen werden können.





2. Zahnmorphologische Analyse

Um die Aussagekraft und Eindeutigkeit zahnmorphologischer Merkmale bei carcharhiniden Haien zu evaluieren, ist es zwingend notwendig eine saubere Datengrundlage zu schaffen. Dies bedeutet, dass im Idealfall alle Zähne einer Zahnreihe, sowohl von Ober- als auch Unterkiefer, untersucht werden. Das sind Zähne von der Symphyse bis zur Kommissur, von möglichst vielen kompletten Kiefern aller Arten, verschiedenen Altersstufen und Geschlechtern. Da diese Informationen in ihrer Vollständigkeit nur bei rezenten Haien zu gewinnen sind, konzentriert sich die grundlegende morphometrische Arbeit auf das verfügbare Sammlungsmaterial rezenter Carcharinidae. Um anschließend die Zähne der fossilen Verwandten mit dem rezenten Material zu vergleichen, benötigt man auch umfassendes fossiles Untersuchungsmaterial.

2.1. Datenakquise

Im Idealfall hat man zur Gewinnung intakter Zähne ein frisch gefangenes oder als Nasspräparat konserviertes Individuum mit komplettem Kiefer vor sich. Außerdem ist die genaue Kenntnis über Gattung und Art der Spezies, welches Geschlecht vorliegt und welches Alter das Tier zum Zeitpunkt des Todes hatte, wichtig. Informationen zu Fangort und Fangdatum sind notwendig um geografische Varianzen im Sinne populationspezifischer Merkmalseigenschaften zu erforschen. Von wem das Individuum taxonomisch bestimmt wurde, erlaubt Rückschlüsse inwieweit die taxonomische Zuordnung korrekt vorgenommen worden ist und ob die Sammlungsdaten seriös sind. Mitunter kann es passieren, dass eine relativ oberflächlich vorgenommene Schnellbestimmung die korrekte taxonomische Zuordnung einiger Spezies erschwert. Inwieweit die dokumentierten Daten korrekt sind, ist im Nachgang nur schwer zu kontrollieren. Nicht korrekt bestimmte Belege verfälschen die Analyse und sind in jedem Fall zu vermeiden. Als Kooperationspartner für die Basisuntersuchungen kamen die großen zoologischen Sammlungen mit entsprechend umfangreichen Sammlungsbeständen in Frage. Darüber hinaus war es natürlich auch notwendig, eventuell geeignetes Sammlungsmaterial präparieren zu dürfen. Das bedeutet, die Einzelzähne mindestens eines kompletten Astes aus Ober- und Unterkiefer heraus zu präparieren und jeden Zahn als Einzelobjekt mit bekannter Kieferposition digital zu dokumentieren und morphometrisch zu vermessen. Aufnahmeverfahren, wie sie bei WHITENACK & GOTTFRIED (2010) Anwendung fanden, also direkte Digitalfotoaufnahmen von Zähnen im artikulierten Kiefer, sind wenig sinn-



voll. Fotografiert man die einzelnen Zähne im Kieferverband, ist es unmöglich einen Standard im Sinne von Aufnahmewinkel und Aufnahmeabstand einzuhalten. Darüber hinaus überdecken sich benachbarte Zähne oft im Bereich der Wurzelloben und die Einbettung der Zähne ins Knorpelgewebe des Kiefers sorgt dafür, dass die Form der Wurzel nicht erkannt werden kann. Es ist also notwendig jeden Zahn einzeln aus dem Kiefer zu präparieren, von anhaftenden Geweberesten zu befreien und standardisiert zu fotografieren. Anfragen an die großen Zoologischen Sammlungen Europas ergaben zwar umfangreiche Spezieslisten in denen die in Frage kommenden Sammlungsbestände carcharhinider Haie aufgeführt sind und auch die äußere Untersuchung der entsprechenden Spezies zugesagt wurde. Die Erlaubnis die Zähne einer Kieferreihe aus dem Kieferverband heraus zu präparieren und einzeln morphometrischen Analysen zuzuführen wurde aber ausnahmslos, mit Rücksicht auf den historischen wie taxonomischen Wert der Objekte, nicht erteilt. Bessere Möglichkeiten boten die Zoologischen Sammlungen US-amerikanischer Institute. Zusagen, umfangreiche Untersuchungen mit allen notwendigen Präparations- und Vermessungsmethoden durchführen zu können, erhielt das Forschungsprojekt durch das US National Museum of Natural History (USNMNH) am Smithsonian Institution Washington DC/USA und vom Florida Museum of Natural History (FLMNH) der University of Florida (UF) Gainesville/USA. Umfangreiche Unterstützung durch die jeweiligen Sammlungsmanager Jeff Williams und Robert Purdy am NMNH Smithsonian und den Mitarbeitern der Sektion `Ichthyology` rund um George Burgess und Robert Robins am FLMNH University of Florida Gainesville wurde ebenso zugesichert. Das Projekt wurde nach der Beantragung eines Forschungsstipendiums vom Deutschen Akademischen Austausch Dienst (DAAD) finanziell gefördert. Als Ergebnis wurden Daten von über 1300 einzelnen Zähnen von 38 definierten Arten einschließlich morphologischer Messdaten, Daten zu Geschlecht und Alter gewonnen. Diese Daten bildeten die Grundlage für die weiterführenden Untersuchungen der morphometrischen Analyse. Zusätzlich konnten weitere 1001 Zähne aus den Abbildungen der Arbeit von VOIGT & WEBER (2011) dem Datenpool zugefügt werden. Jene Abbildungen einzelner Zähne aus vollständigen Kiefern von 31 Spezies der Gattung *Carcharhinus* entsprechen im Bezug auf Aufnahmewinkel und Bildqualität den Voraussetzungen der vorliegenden Arbeit und erweiterten die statistische Relevanz der Datenbank. Die fossilen Belege carcharhinider Selachier stammen durchweg aus dem Sammlungsbestand der Geologisch-Paläontologischen Sammlung der Universität Leipzig. Er setzt sich aus den Suiten Coastal Plains Nordamerika, Südraum Leipzig/Mitteldeutschland und Ukraine/Kasachstan der Kollektion Prof. Dr. A. Müller zusammen.

2.2. Präparationsmethodik

Nachdem die ichthyologischen Sammlungen der Institute in Washington und Gainesville nach Belegen carcharhinider Haie durchgesehen wurden, konnte das Material in zwei Klassen gegliedert werden. Zum einen waren dies die Trockenpräparate oder bereits einzeln freipräpariert vorliegende Zähne, zum anderen Nasspräparate, die entweder eingebettet in Alkohol oder Formalin in großen Tanks oder Glasbehältern eingelagert waren. Es wurde versucht, wenn möglich, von allen Arten Zähne sowohl weiblicher als auch männlicher, juveniler und adulter Individuen zu gewinnen. Leider war dies nicht immer möglich. Einzeln vorliegende Zähne und Zahnsätze konnten meist direkt der digitalen Datenaufnahme zugeführt werden. Darüber hinaus lagen nur in Ausnahmefällen komplette Kiefersätze freipräparierter Zähne vor. Oft handelte es sich lediglich um vereinzelte Zähne aus typischen Kieferpositionen, mal von Ober- und Unterkiefer, mal aber auch nur aus Ober- oder Unterkiefer. Diese Situation stellte mitunter ein Problem dar, da nicht immer eindeutig aus den Sammlungsaufzeichnungen ersichtlich war, welche genaue Kieferposition die Zähne ursprünglich hatten. Fehlten solche Informationen gänzlich, musste die Position durch morphologische Vergleiche mit vollständigen Zahnsets interpoliert werden. Trockenpräparate lagen in der Regel entweder in Form einzelner Kieferäste oder kompletter Kiefer vor. Dazu kommen noch Einzelzähne oder kurze Zahnreihen mit mehr oder weniger anhaftendem Kieferknorpelgewebe. Die noch im Kieferverband sitzenden Zähne wurden zunächst gelockert, indem man die Kiefer in ein Gemisch aus Wasser und Wasserstoffperoxid überführte und die Lösung einige Stunden einwirken ließ. Das auf diese Weise eingeweichte Knorpelgewebe wurde anschließend mit Skalpell und Pinzette bearbeitet und einzelnen Zähne aus dem Kiefer heraus präpariert. Die freipräparierten Zähne wurden sofort einzeln mit einer individuellen Zahnidentifikationsnummer (Zahn-ID) versehen und in einzelne Gefäße verbracht. Die Zahn-ID enthielt alle Angaben zu Spezies, Fangdatum/Ort, Individuengröße, Geschlecht, Alter, Zahnposition, Ober- oder Unterkiefer. Bei der anschließenden Feinpräparation wurden mit Skalpell und Präpariernadeln noch anheftende Knorpelgewebereste unter dem Binokular entfernt und sukzessive die zentrale Nährfurche und die feinen Foramina der Wurzeln freigelegt. Nasspräparate lagen je nach Individuengröße als ganzes Tier oder als kompletter Kopf vor. In beiden Fällen wurde mit dem Skalpell aus den dextralen Kieferästen von Palatoquadratum und Mandibulare jeweils ein Knorpelstreifen mit kompletter anterokommisuraler Zahnreihe herausgeschnitten (Abb. 18). Wenn möglich wurde hierbei die zweite Zahnreihe berücksichtigt, da die erste bereits aktive Zahnreihe mitunter durch die Benutzung beschädigte Zähne enthält und somit für die morphometrische Analyse ungeeignet ist.

Die Zähne der zweiten Zahnreihe sind schon vollständig entwickelt und enthalten alle notwendigen morphologischen Attribute. Darüber hinaus behält auf diese Weise der präparierte Kiefer der wertvollen Sammlungsobjekte weitestgehend seinen äußerlichen morphologischen Charakter. Die einzelnen Zähne wurden anschließend aus den herausgeschnittenen Knorpelstreifen freipräpariert und sofort mit der jeweiligen Zahn-ID versehen. Feine anhaftende Knorpelgewebsreste wurden mit Wasserstoffperoxid angelöst und mit feinen Präparationsinstrumenten entfernt bis alle morphologischen Attribute frei lagen.



Abb.18: Präparationsarbeiten im Ichthyo-Lab, Department of Ichthyology - Florida Museum of Natural History, University of Florida, Gainesville USA. Den frischen bzw. tiefgefrorenen oder in Alkohol/Formalin konservierten Individuen, wurden jeweils die zweiten Zahnreihen des rechten Kieferastes von Ober- und Unterkiefer entnommen. Anschließend wurden die einzelnen Zähne vom Ligament getrennt, durchnummeriert und von anhaftendem Knorpelgewebe befreit. Die Anlösung des Knorpelgewebes erfolgte im Bad mit 10%iger Wasserstoffperoxidlösung, die Feinpräparation mit Lanzetnadeln, Spitzpinzette und Skalpell.

Die auf diese Art und Weise gewonnenen kompletten Zähnsätze konnten im Anschluss der digitalen Aufnahme zugeführt werden. Die zur Verfügung stehenden fossilen Zähne wurden ebenso im Labor gereinigt und anhaftende Sedimentpartikel entfernt. Während der anschließenden Feinpräparation wurde besonders die für die weitere Bestimmung maßgebliche feine Skulpturierung und die Foramina der Wurzeln von anhaftenden Sedimentverschlüssen befreit.

2.3. Digitale Aufnahme der Objekte und grafische Aufbereitung der Bilddaten

Alle sauberen und feinpräparierten Zähne wurden digital dokumentiert. Um eine standardisierte Aufnahmemethode zu ermöglichen wurde, entsprechend den besonderen Anforderungen, ein spezielles Stativ entwickelt (Abb. 19).

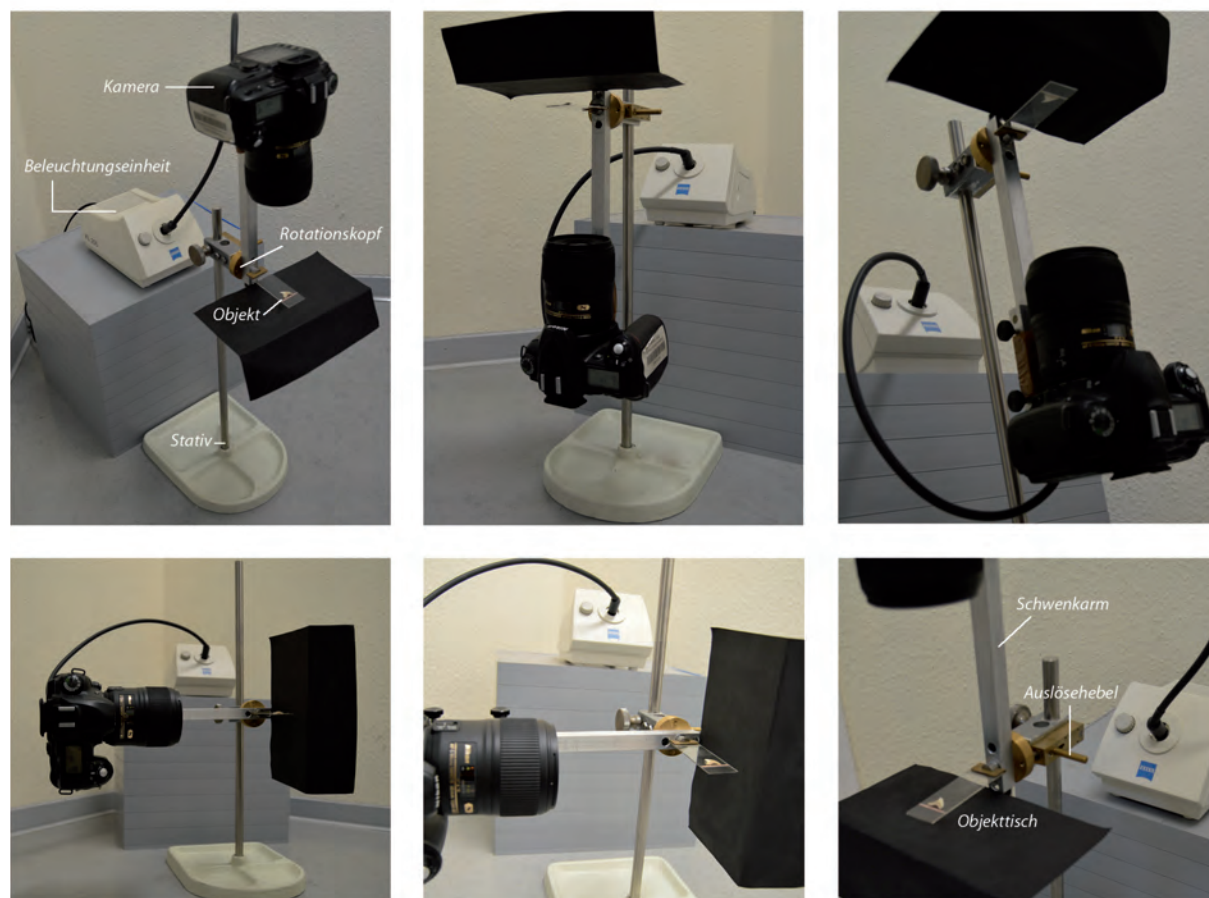


Abb.19: Aufbau und Funktionsweise des Kamerastatives mit rotierfähigem Schwenkarm. Oben links: Darstellung der Bauelemente, Aufnahme der Lingualseite, Aufnahme positioniert vertikal von oben. Oben Mitte: Aufnahme der Labialseite, Schwenkarm um 180° rotiert = Aufnahme positioniert unten. Oben rechts: Detailaufnahme der Kameraperspektive von unten, Aufnahme der Labialseite durch den Glastisch. Unten links: Lateral Aufnahme distal oder mesial, Schwenkarm um 90° rotiert. Unten Mitte: Detailaufnahme der lateralen Kameraperspektive. Unten rechts: Detailaufnahme der Funktionseinheiten des Rotationskopfes mit Auslösehebel der Rotationskopfarretierung und des Objektisches.



Da nach Möglichkeit Aufnahmen von allen Seiten der Zähne mit gleichbleibender Fokusdistanz gemacht werden sollten, verfügte das Stativ über einen vollständig 360 Grad rotierfähigen Schwenkarm, an dessen Ende das Aufnahmegerät, eine Digitalkamera vom Typ Canon Pro 1 bzw. Nikon D 3200, montiert wurde. Um eine gleichbleibende Position der Zähne zu gewährleisten, wurde im Drehpunkt des Schwenkarmes ein Glastisch mit Skalierung angebracht, auf den die Zähne mit der Lingualseite nach oben gelegt werden konnten. Diese einfache Methode ermöglichte eine problemlose Positionierung der Zähne, da sie stabil auf der Labialseite aufliegen und nicht zusätzlich fixiert werden müssen. Die Kamera konnte nun im stets gleich bleiben Abstand um den Glastisch geschwenkt werden.

Im Abstand von 90° wurden Rastpunkte in den Rotationskopf eingebracht in denen der Schwenkarm jeweils in den vertikalen und horizontalen Positionen mit einem Bolzen fixiert werden konnte. Der Bolzen konnte mit einem Abzugshebel bedient werden. Somit waren problemlos Aufnahmen von allen vier Seiten des Objektes möglich. In den Vertikalpositionen des Schwenkarmes wurde die Lingualseite von oben und die Labialseite von unten durch den sehr dünnen Glasobjekttisch aufgenommen. In den Horizontalpositionen des Schwenkarmes wurden standardisierte distale und mesiale Lateralaufnahmen möglich. Die Zähne wurden jeweils mit den basalen Enden der Wurzelloben an der Kante des Millimeter-Maßstabes ausgerichtet um auch dabei eine stets gleichbleibende Objektausrichtung zum Kameraobjektiv zu gewährleisten. Zusätzlich wurde eine externe Beleuchtungseinheit über eine Schwanenhalslampe mit Glasfaserleiter mit der Kamera verbunden, um eine gleichmäßige Ausleuchtung in allen Positionen zu erreichen. Die Zahnabbildungen aus den eigenen digitalen Kamerarohdaten und den Bilddaten von VOIGT & WEBER (2011) wurden im Anschluss mit einem Programm zur Bildbearbeitung vom Hintergrund freigestellt. Entsprechend der Kieferpositionen wurden die einzelnen Zähne zu Zahnsets zusammengeführt und auf einen schwarzen Hintergrund montiert (Abb. 20).

Verwendet wurde das Bildverarbeitungsprogramm Photoshop, der Versionen CS 3-5, aus der Creative Suite von Adobe. An den auf diese Weise sauber freigestellten und montierten Zähnen konnten eingehende morphologische Analysen vorgenommen werden, welche die Grundlage für die Auswahl der Merkmalskomplexe boten. Folgeuntersuchungen sollten aus Gründen der Normierung und der Vergleichbarkeit der empirischen Analyse stets die gleichen Arbeitsschritte und den gleichen Versuchsaufbau bzw. die gleichen Gerätschaften aufweisen. Das zentrale Element ist hierbei das spezielle Aufnahmestativ mit schwenkbarem Rotationskopf. Die Mecha-



nik dieses Instrumentes wurde so einfach wie möglich konstruiert, ohne Einbußen an Effektivität und Präzision hinnehmen zu müssen. Das Gerät kann somit unter vergleichsweise geringem Aufwand jederzeit und überall nach gebaut werden. Damit ist auch ökonomischen Gesichtspunkten Rechnung getragen.

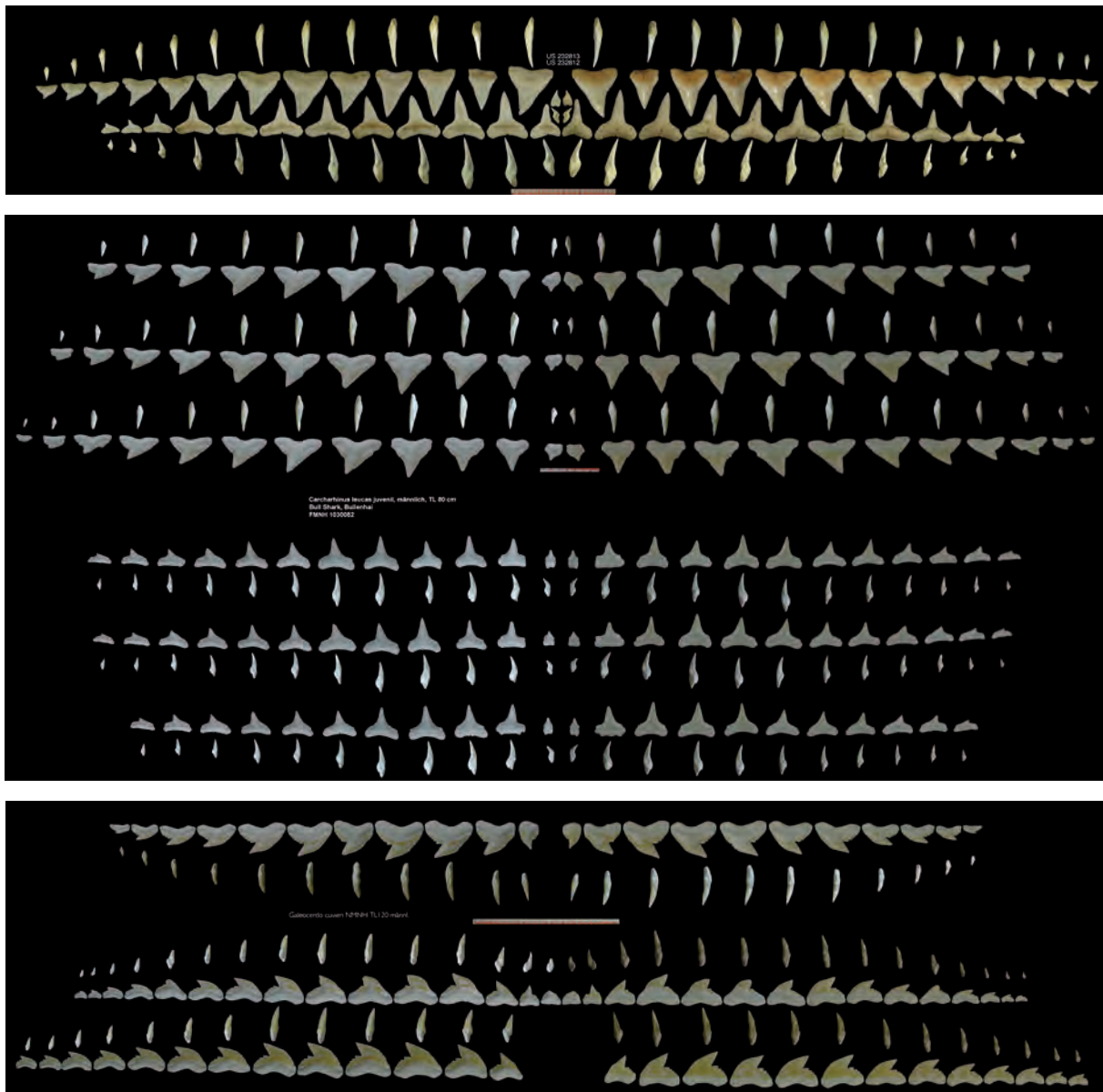


Abb.20: Darstellung komplett montierter Kiefersets von: Oben – *Carcharhinus longimanus* Slg.Nr. US232812/US232813. Mitte – *Carcharhinus leucas* Slg.Nr. US 1030082. Unten – *Galeocerdo cuvieri* Slg.Nr. FIMNH 120TL Mä. Dargestellt sind die Labial- und Lingualseite (links-rechts) der Zähne von Ober- und Unterkiefer (Aufsicht oben-unten) sowie deren zugehörigen distalen und mesialen Lateralansichten (jeweils über den entsprechenden Aufsichten) des rechten Kieferbogens.



Kapitel III

Systematik





1. Vorüberlegungen zur Zahnmorphologie carcharhinider Haie

Haizähne zeigen morphologische Variationen innerhalb des Kiefers, aber die Formänderung von einem Zahn zum benachbarten ist eher fließend als abrupt. Eine Gruppierung in vordere, seitliche und hintere Positionen ist zunächst eine recht vage Klassifizierung und kein, zumindest bis dato, streng definiertes Kriterium. Als künstliches Gebilde dient es der groben Orientierung und wird wesentlich stärker von der Zahnstellung im Kiefer abgeleitet und weniger direkt, bzw. mit einer gewissen Ungenauigkeit, anhand der Form des Zahnes bestimmt. Ohne Wissen über die Zahnstellung ist es zunächst einmal ziemlich schwer, die intra- und interspezifische Affinität des Zahnes positionsgenau zu definieren. Das bedeutet beispielsweise, dass der Zahn in Positionsnummer 4 der hypothetischen Art A manchmal schwer oder gar nicht vom Zahn der Position Nummer 6 der hypothetischen Art B unterscheidbar ist. Ähnlich verhält es sich bei der Betrachtung und Zuordnung ontogenetischer und sexueller Formattribute. Eine genaue und umfassende Analyse der möglichen Varianzen die zwischen weiblichen und männlichen bzw. juvenilen und adulten Individuen einer Art auftreten können wurde bisher nie durchgeführt. In der Regel beschränkt sich die Literatur auf kurze Hinweise, wie: "... weibliche Zähne des Oberkiefers sind etwas schlanker..." (COMPAGNO, 1988). Die morphologischen Attribute, die für die taxonomische Bestimmung carcharhinider Haiarten betrachtet werden müssen, sind Form und Größe der Hauptspitze (Krone), der Wurzel und der Nebenspitzen. Des Weiteren spielt es eine Rolle ob der Zahn aufrecht oder geneigt, massiv oder schlank ist, ob die Wurzel eine mehr oder weniger prominente mediointerne Expansion besitzt, ob die Krone einen Sägerand hat (serruliert ist) oder ob die Schneidekante glatt ist. Im Folgenden Abschnitt werden die wesentlichen zahnmorphologischen Attribute aller in die Arbeit eingeflossenen Spezies aufgeführt und die Zähne der Spezies taxonomisch beschrieben. Die verwendete Nomenklatur ist Abbildung 21 zu entnehmen.

2. Taxonomie der untersuchten Spezies

Die wesentlichen artspezifischen Merkmale aller rezenten Carcharhiniden sollen in einer umfassenden Datenbank zusammengefasst und ganzheitlich durch IT-gestützte automatisierte Rechenroutinen analysiert werden. Dieser Rechenstandard bildet die Datenbasis, mit der anschließend fossile Zähne verschiedenster Spezies und Lokalitäten morphometrisch abgeglichen werden. Auf diese Weise sollen verwandtschaftliche Verhältnisse allein unter objektiver Betrachtung der morphologischen Merkmale, vollkommen ohne subjektive menschliche Einflüsse, detektierbar werden. Die logische Arbeitsfolge analysiert im folgenden Schritt sämtliche



zur Verfügung stehenden rezenten Vertreter auf klassische, taxonomisch deskriptive Weise. Als Ergebnis können anschließend die für die jeweilige Art oder Gattung typischen morphologischen Merkmale zusammengefasst und definiert werden, um die Rechenschritte welche für die Abtastung der mathematischen Muster notwendig sind, in die geforderte Rechenroutine zu überführen.

Da das zu kreierende Analyseprogramm in seiner Anwendung auf die Charakterisierung und Zuordnung fossiler Zähne abzielt, werden auch jene Vertreter fossiler carcharhinider Squalier, die der vorliegenden Arbeit zur Verfügung stehen, im klassischen Sinne taxonomisch beschrieben und teilweise diskutiert.

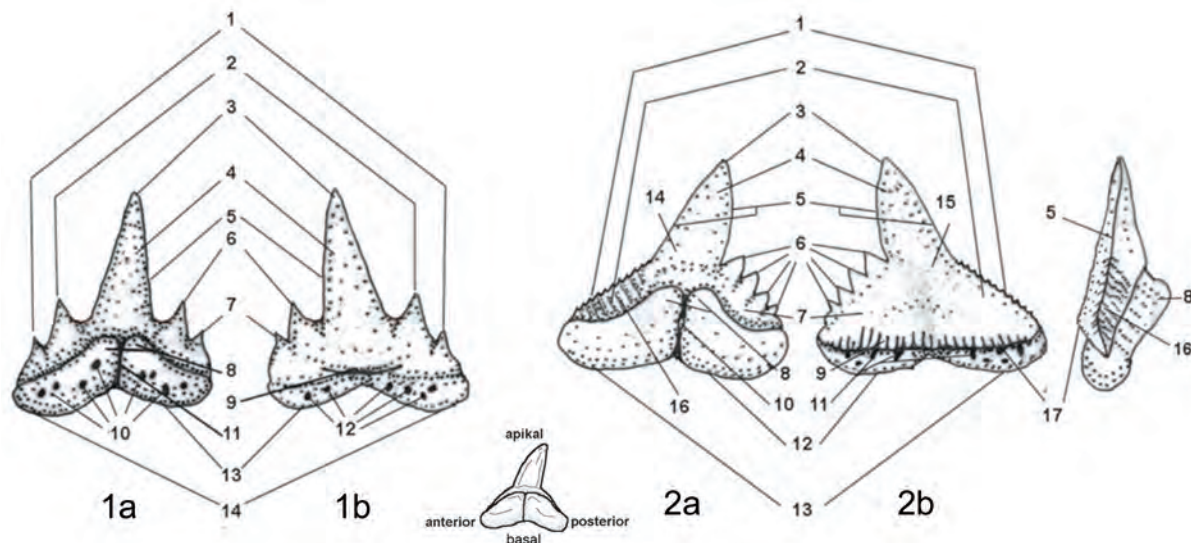


Abb. 21: Darstellung der zur morphologischen Beschreibung der Zähne verwendeten Termini

Fig.1: hypothetischer Zahn, Form 1; Fig.1a: Lingualseite; Fig.1b: Labialseite;

1 - mesiale marginale Nebenspitzen/Lateralzähne; 2 - mesiale proximale Nebenspitzen/Lateralzähne; 3 - Kronenspitze/ Apex; 4 - Kronenhauptspitze; 5 - Schneiderand; 6 - distale proximale Nebenspitzen/Lateralzähne; 7 - distale marginale Nebenspitzen/Lateralzähne; 8 - linguale mediointerne Expansion; 9 - labiale mediointerne Depression; 10 - linguale laterointerne Foramina; 11 - zentrale Nährfurche inklusive Zentralforamen; 12 - labiale laterointerne Foramina; 13 - distaler Wurzellobus; 14 - mesialer Wurzellobus;

Fig.2: hypothetischer Zahn, Form 2; Fig.2a: Lingualseite; Fig.2b: Labialseite; Fig.2c: mesiale Ansicht

1 - mesiale Serrulation; 2 - mesiale Kronenschulter; 3 - Kronenspitze/ Apex; 4 - Kronenhauptspitze; 5 - Schneiderand; 6 - distale Serrulation, Lateral/ Nebenspitzen (1,2,3,4...); 7 - distale Kronenschulter; 8 - linguale mediointerne Expansion; 9 - labiale Schmelzfaltung; 10 - zentrale Nährfurche inklusive Zentralforamen; 11 - labiale Foramen; 12 - distaler Wurzellobus; 13 - mesialer Wurzellobus; 14 - Kronenfläche; 15 - labiale Kronenfläche; 16 - linguale Schmelzfalten; 17 - labialer Kronenüberhang
Richtungswegweiser; anterior = zur Symphyse, posterior = zur Kommisur, apikal=okklusal



2.1. Die rezenten Carcharhinidae

Die ausführliche taxonomische Beschreibung der rezenten Carcharhinidae erfolgt zum Einen aus Gründen unzureichender und unvollständiger Beschreibungen in der einschlägigen Literatur und zum Anderen aus Gründen der Übersichtlichkeit und Zusammenfassung. Taxonomie und Synonyma richten sich nach dem FAO-Species Catalog (COMPAGNO, 1984), den Standardwerken von GARRICK (1982, 1985) und COMPAGNO (1988) sowie der IUCN/SSC Shark Specialist Group (FOWLER et al. 2005). Entsprechende Literaturverweise zur Taxonomie und Synonymie sind diesen Werken zu entnehmen. Die für jede Spezies untersuchten Individuen sind mit Sammlungsnummer, Geschlecht und Alter tabellarisch aufgeführt. Sofern verfügbar, wurde auch die Herkunft dokumentiert. Die Zähne wurden in Ober- und Unterkieferzähne, sowie in Symphysen bzw. Parasymphysenzähne unterschieden. Die Gesamtzahl an untersuchten Zähnen ist ebenso aufgeführt. Auf eine gesonderte Beschriftung der Tabellen wurde verzichtet, da deren Zugehörigkeit aus dem Text hervorgeht.

Teilkasse: Neoselachier

Überordnung: Galeomorphi

Ordnung: Carcharhiniformes

Familie Carcharhinidae JORDAN & EVERMANN, 1896

Carcharhinus BLAINVILLE, 1816

Gattung: Untergattung *Carcharhinus* Blainville, 1816 (Genus *Squalus* Linnaeus, 1758), Bull. Soc. Philomat. Paris, 8:121.

Typusspezies : *Carcharias melanopterus* QUOY & GAIMARD, 1824, International Commission on Zoological Nomenclature, (Opinion 723.2c, 1965:32).

Carcharhinus acronotus POEY, 1860

Squalus acronotus POEY, 1860, Memorias, 2:335, pl. 19, fig. 3-4.

Holotyp: adultes oder adoleszentes Männchen 980 mm, noch existent?

Typuslokalität: Kuba.

Synonymie : ? *Prionodon curcuri* CASTELNAU, 1855 (Siehe GARRICK, 1982); *Carcharias (Prionodon) remotus* DUMERIL, 1865.



In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
US 232737 unbekannt/adult		7	1	1	
US 232738 unbekannt/adult	1	1			
US 232740 unbekannt/adult	1				
US 232761 unbekannt/adult	4	6		1	
US 232762 unbekannt/adult	2	1			
US 232763 unbekannt/adult	3	1	4	1	
US 232764 unbekannt/adult	1	1			
US 232765 unbekannt/adult	5	4			
VW 119 männlich/adult	12	11	3		
					72

Individuen der Spezies *Carcharhinus acronotus* besitzen in der Regel 12 aktive Zähne im Oberkiefer und 11 im Unterkiefer sowie jeweils ein bis zwei Symphysenzähne. Es sind aber Variationen von 12 bis 13 Oberkieferzähnen und 11 bis 12 Unterkieferzähnen beschrieben. Die Spezies weist eine ausgeprägte dignathe Heterodontie auf, mit massiveren, breiten Oberkieferzähnen und wesentlich filigraneren, spitz schlanken Unterkieferzähnen. Die Zähne des Oberkiefers zeigen mäßig schlanke, stark serrulierte und deutlich posterior geneigte Kronenspitzen, die einer breiten Basis aufsitzen. Die Neigung der Kronenhauptspitzen reicht von etwa 80° bei Anteriorzähnen und senkt sich zunehmend, über 60° bei Lateralzähnen bis auf 25° bei Posteriorzähnen, ab. Der mesiale Übergang von Kronenschulter zur Kronenspitze ist je nach Individuum mal deutlich in einem Knick abgesetzt, mal aber auch eher fließend ausgeprägt. Die mesiale Schneidekante zeigt einen deutlichen sigmoidalen Verlauf mit einer nach mesial gebogenen Spitze. Die Kronenschultern weisen mitunter eine etwas gröbere Serrulation als die Schneidekanten der Kronenspitze auf aber auch hier gibt es Individuen bei denen die kräftigere Ausprägung der Kronenserrulation nicht beobachtet werden kann. Die Unterkieferzähne sind sehr schlank, mit relativ aufrechten und nur leicht distal geneigten Kronenhauptspitzen und geraden Schneidekanten. Die leichte Neigung der Hauptspitzen bleibt durch alle Kieferpositionen relativ unveränderlich bei $75-70^\circ$. Lediglich deren Länge, im Verhältnis zur Wurzelbreite, nimmt mit zunehmend distaler Position ab. Die Schneidekanten aller Kronen



sind durchweg leicht serruliert. Die Zahnkronen sitzen einer breiten Zahnbasis bzw. einer deutlich querorientierten Wurzel auf. Die Wurzel zeigt je nach Individuum variable Formen der Wurzelloben. Diese können mal von stumpf abgerundeter, mal von eher rechteckiger Form sein. Das Zahnprofil der Unterkieferzähne aus lateraler Ansicht ist krallenförmig gebogen, mit keulenartig verdickter Wurzel und bauchig aufgeworfener medioterner Expansion. Die Krone erscheint aus lateraler Ansicht sensenartig mit scharfem Apex. Bei Oberkieferzähnen ist das Profil keilförmig gerade. Die Wurzel mit medioterner Expansion ist weniger stark aufgeworfen. Ob die Variabilität bei den Zahnformen ontogenetische Ursachen hat, ist nicht eindeutig zu klären. Oberkieferzähne mit deutlich mesial abgesetzten Kronenhauptspitzen und Unterkieferzähne mit abgerundeten Wurzellobenenden gehören zu männlichen Vertretern. Es ist nur zu vermuten, ob Oberkieferzähne mit fließendem mesialen Kronenübergang und Unterkieferzähne mit rechteckigen Lobenenden weiblichen Individuen zuzuordnen sind. Möglich wäre auch, dass die morphologische Varianz als innerartliche Variabilität aufzufassen ist. Um dies zu klären bedarf es noch wesentlich mehr Individuen beider Geschlechter und unterschiedlicher Lebensalter.

Carcharhinus albimarginatus (RÜPPELL, 1837)

Carcharias albimarginatus RÜPPELL, 1837, Neues Wirbel.Fauna Abyssinien, Fische Rothen Meeres, (11):64, pl. 18, fig. 1.

Lectotypus: Naturmuseum Senckenberg, SMF 3582, 1025 mm präpariertes junges Männchen, bestimmt von KLAUSEWITZ (1960:293).

Typuslokalität: Ras Mehomet, Rotes Meer.

Synonymie : *Eulamia (Platypodon) platyrhynchus* GILBERT, 1892.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus platyrhynchus* (GILBERT, 1892)

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 53 weiblich/juvenil	14	13	3		
					30

Die Spezies *Carcharhinus albimarginatus* weist in der Regel 13 Oberkieferzähne und 12 Unterkieferzähne pro Kieferhälfte sowie jeweils ein bis zwei Symphysenzähne auf. Es sind aber auch Variationen mit 12 bis 14 Zähnen für Ober- und Unterkiefer beschrieben. Die Spezies besitzt eine ausgeprägte dignathe Heterodontie, mit kräftigen, blattartig breiten Oberkieferzähnen



und wesentlich filigraneren, spitz schlanken Unterkieferzähnen. Oberkieferzähne der Art sind moderat breit und stark serruliert. Die Zähne sind relativ aufrecht bis leicht geneigt mit hoch dreieckigen, speerspitzenförmigen bzw. spitzschaufelartigen Kronenspitzen. Die Schneidekanten sind konkav nach außen gewölbt. Der Neigungswinkel beträgt 85° bei Anteriorzähnen, 80-75° in lateraler Stellung und erreicht 50-60° bei Posteriorzähnen. Der Übergang von der mesialen Kronenschulter zur Kronenhauptspitze verläuft fließend bis schwach abgesetzt. Der distale Übergang zeigt einen deutlichen Knick. Die Kronenschultern zeigen eine etwas größere Serrulation oder flache Nebenzähne. Die Unterkieferzähne zeigen aufrechte, wenig bis gar nicht geneigte, recht breite und serrulierte Hauptspitzen, die einer quer orientierten Wurzel aufsitzen. Die Wurzelloben je Zahn sind jeweils etwa gleich groß und spiegelsymmetrisch. Sie werden von einer deutlich eingesenkten zentralen Nährfurche getrennt. Die Wurzeln des Oberkiefers sind deutlich kräftiger als jene des Unterkiefers. Im Bezug auf deren Größe werden sie klar von den Kronen dominiert. In Lateralansicht sind die Unterkieferzähne kralenförmig gebogen, mit keulenartig verdickter Wurzel und bauchig aufgeworfener mediointerner Expansion. Die Krone erscheint aus lateraler Ansicht sensenartig mit scharfem Apex. Das laterale Profil der Oberkieferzähne ist spitz keilförmig mit mäßig aufgeworfener Wurzel.

Carcharhinus altimus (SPRINGER, 1950)

Eulamia altima SPRINGER, 1950, Am. Mus. Novit., (1451):9.

Holotypus: U.S. National Museum of Natural History, USNM 133828, 1320 mm junges Weibchen.

Typuslokalität: Off Cosgrove Reef, Florida Keys, 174 m Tiefe.

Synonymie : *Carcharhinus radamae* FOURMANOIR, 1961

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 234 männlich/ adult	15	15	2		
					32

Im Normalfall weist die Spezies 15 Oberkieferzähne und 14 bis 15 Unterkieferzähne pro Kieferhälfte sowie jeweils ein bis zwei Symphysenzähne auf. Es treten aber Variationen mit 14 bis 16 bzw. 14 bis 15 Zähnen auf. Die Spezies weist eine ausgeprägte dignathe Heterodontie auf, mit massiven, blattartigen bis schmal spitzschaufelartigen Oberkieferzähnen und spitz schlanken Unterkieferzähnen. Die Zähne des Oberkiefers haben in anteriorer bis anterolateraler Position



sehr hohe aufrechte bis leicht geneigte Hauptspitzen. Bei fortlaufend posteriorer Position neigen sich die Kronen zunehmend distal. Die Neigungen der Kronenhauptspitzen betragen 90-85° bei Zähnen anteriorer Positionen, 75-70° bei lateralen und 50-40° bei posterioren Zähnen. Die Zähne sind hoch dreieckig und stark serruliert. Die Kronenspitzen gehen mesial konkav bzw. distal konvex fließend in die Kronenschulter über (weibliche Individuen?) oder zeigen bei männlichen Individuen Kronenspitzen, die distal mit deutlichem Knick und mesial in einem konvexem Bogen abgesetzt sind. Im oberen Drittel der Spitze sind die Schneidekanten gerade. Die Schneidekanten der Oberkieferzähne sind in der Regel durchweg, besonders kräftig aber am Übergang der Kronenschulter in die Kronenspitze serruliert. Zur Kronenbasis bzw. zur Kronenspitze wird die Serrulation der Schneidekanten allmählich feiner. Die Unterkieferzähne weisen schmale, durch alle Positionen aufrechte und fein serrulierte Hauptspitzen auf. Das Profil der Unterkieferzähne aus lateraler Ansicht ist sichelförmig gebogen mit verdickter Wurzel und bauchig aufgeworfener mediointerner Expansion. Bei Oberkieferzähnen ist das laterale Profil keilförmig gerade. Die Wurzel mit mediointerner Expansion ist weniger stark aufgeworfen als bei Unterkieferzähnen. Die Wurzeln sind flach querorientiert und im Oberkiefer deutlich kräftiger als im Unterkiefer. Die Wurzelloben sind etwa gleich groß und spiegelsymmetrisch. Sie werden von einer deutlich eingesenkten zentralen Nährfurche getrennt. Die Kronen dominieren die Wurzeln.

Carcharhinus amblyrhynchoides (WHITLEY, 1934)

Gillisqualus amblyrhynchoides WHITLEY, 1934, Mem. Queensl. Mus., 10(4):189, fig. 4.

Holotypus: Queensland Museum, QMB I. 2003, 595 mm junges Weibchen.

Typuslokalität: Cape Bowling Green, Queensland.

Synonymie : keine.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus pleurotaenia* (SLEEKER, 1852), = *C. limbatus* (VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839)

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 230/weib- lich/juvenil	15	15	4		
					34

Die Spezies *Carcharhinus amblyrhynchoides* weist normalerweise 15 Oberkieferzähne und 14 bis 15 Unterkieferzähne pro Kieferhälfte sowie jeweils ein bis drei Symphysenzähne auf.



Die dignathe Heterodontie ist bei dieser Spezies wesentlich geringer ausgeprägt als bei den bisher beschriebenen Arten. Die Oberkieferzähne zeigen sehr schmale, serrulierte, aufrechte bis schwach geneigte Hauptspitzen, die deutlich von den Kronenschultern abgesetzt sind. Die äußere Form der Oberkieferzähne entspricht typischen, etwas kräftigeren Unterkieferzähnen mit ähnlich gezeichneten mesialen und distalen Schneidekanten. Lediglich die in posteriorer Richtung leicht zunehmende schwache Neigung der Kronenhauptspitzen, bis etwa 85-80°, verzerrt die annähernde bilaterale Symmetrie und sorgt mesial für geringfügig zunehmend größere Winkel von Kronenschulter zu Hauptspitze, im Vergleich zu abnehmenden Winkeln auf der distalen Seite. Die Kronenschultern sind etwas stärker serruliert, zeigen aber keine Nebenspitzen. Die Unterkieferzähne sind annähernd bilateral symmetrisch und generell sehr schlank und filigran. Sie weisen in allen Kieferpositionen aufrechte fein serrulierte Hauptspitzen auf. Das Lateralprofil der Unterkieferzähne ist krallenförmig mit bauchig aufgeworfener mediointerner Expansion und scharfem gekrümmtem Apex. Das laterale Profil der Oberkieferzähne ist spitz keilförmig mit mäßig aufgeworfener Wurzel. Die Wurzeln sind flach und querverlaufend. Die beiden Wurzelloben pro Zahn sind in allen Zahnpositionen etwa gleich groß und spiegelsymmetrisch. Sie werden von einer deutlich eingesenkten zentralen Nährfurche getrennt.

Carcharhinus amblyrhynchos (SLEEKER, 1856)

Carcharis (*Prionodon*) *amblyrhynchos* BLEEKER, 1856, Natuur. Tijdschr. Ned. Indië, 6:467.

Holotypus: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, RNH 7377, 1540 mm Weibchen.

Typuslokalität: Java Sea nahe Salambo Islands.

Synonymie : *Carcharias nesiodes* SNYDER, 1904; *Galeolama fowleri* WHITLEY, 1944; *Galeolama tufiensis* WHITLEY, 1949; *Galeolama coongoola* WHITLEY, 1964.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus menisorrh* (VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839) = *C. falciformis* (BIBRON, in MÜLLER & HENLE, 1839) eingeschränkt von GARRICK (1982)

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 78 männlich/juvenil	13	13	2		
					28

Die Art weist in der Regel 14 Oberkieferzähne und 13 Unterkieferzähne pro Kieferhälfte sowie jeweils ein bis zwei Symphysenzähne auf. Variationen mit 13 bis 14 Zähnen im Oberkiefer



bzw. 13 bis 14 im Unterkiefer treten auf. *C. amblyrhynchos* weist eine ausgeprägte dignathe Heterodontie auf. Die hohen, sehr schmal spitzschaukelartigen Oberkieferzähne haben stark serrulierte, halbaufrechte bis leicht distal geneigte, hoch dreieckig aufragende Kronenhauptspitzen, die sich mesial mit leichtem, distal mit deutlichem Knick von den Kronenschultern absetzen. Die Neigungswinkel der Kronen betragen etwa 90-80° bei anterioren Zähnen, 75-60° bei lateralen und 55-45° bei posterioren Zähnen. Die Kronenschultern sind etwa gleich breit und grob serruliert. Sie weisen bis zu 4 distale Nebenspitzen auf. Die Unterkieferzähne sind bilateral symmetrisch, hoch aufragend und durch serrulierte, aufrechte bis sehr schwach geneigte, schmale Hauptspitzen gekennzeichnet. Die Lateralansicht der Unterkieferzähne zeigt eine Sichelform, die Wurzel ist keulenartig verdickt mit bauchig aufgeworfener mediointerner Expansion. Die Krone erscheint aus lateraler Ansicht sensenartig mit scharfem Apex. Das laterale Profil der Oberkieferzähne ist spitz-keilförmig mit mäßig aufgeworfener Wurzel. Die Wurzeln sind flach und quer orientiert. Die Kronen dominieren die Wurzeln. Die Wurzelloben aller Zahnpositionen sind etwa gleich groß und spiegelsymmetrisch. Sie werden von einer deutlich eingesenkten zentralen Nährfurche getrennt.

Carcharhinus amboinensis (MÜLLER & HENLE, 1839)

Carcharias (Prionodon) amboinensis MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Besch. Plagiost., (2):40, pl. 19.

Holotypus: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, RHN 2582, präpariertes Weibchen etwa 740 mm.

Typuslokalität: Amboina.

Synonymie : *Carcharias (Prionodon) henlei* BLEEKER, 1855, nicht *Carcharias (Prionodon) henlei* VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839 = *Carcharhinus porosus*); *Carcharis (Prionodon) brachyrhynchos* BLEEKER, 1859; *Triaenodon obtusus* DAY, 1878

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 70 Holotype RMNH D 2582/ männlich/adult	12	11	2		
					25

Die Spezies besitzt 12 Oberkieferzähne und 11 Unterkieferzähne pro Kieferhälfte sowie jeweils einen Symphysenzahn. Dies kann von 11 bis 13 Oberkieferzähnen bzw. 10 bis 12 Unterkieferzähnen variieren. Sie weist ebenso eine dignathe Heterodontie auf. Die hoch dreieckig



gezeichneten, vor allem anterior spitzschaufelförmigen Zähne des Oberkiefers weisen breite, dreieckige, stark serrulierte, aufrechte bis leicht geneigte Kronenhauptspitzen auf. Diese gehen mesial fließend und distal in deutlichem Knick in die wesentlich gröber serrulierten Kronenschultern über. Die Serrulation zeigt sich am Übergangsbereich von Spitze zu Schulter am kräftigsten. Die Neigungswinkel der Kronen betragen bei Anteriorzähnen etwa 90-80°, bei Lateralzähnen etwa 80-70° und bei Posteriorzähnen 65-50°. Die Kronenschultern weisen keine Nebenspitzen auf. Die Zähne des Unterkiefers sind robust und in Anteriorstellung ebenfalls hoch dreieckig orientiert. Lateralzähne sind zwischen 80-75° und Posteriorzähne bis 55° geneigt. Die Unterkieferzähne sind stets mit kräftig serrulierten Hauptspitzen versehen. Sie besitzen eher die Form von Oberkieferzähnen, etwa wie jene von *C. amblyrhynchos*. Auch bei den Unterkieferzähnen ist die Serrulation am Übergang von Kronenspitze zu Kronenschulter am prominentesten. Das laterale Profil der Unterkieferzähne ist krallenförmig gebogen mit keulenartig verdickter Wurzel und bauchig aufgeworfener mediointerner Expansion. Die Krone erscheint aus lateraler Ansicht sensenartig mit scharfem Apex. Das laterale Profil der Oberkieferzähne ist spitz keilförmig mit mäßig aufgeworfener Wurzel. Die Wurzeln sind bogenförmig aufgewölbt, auch der Übergang von Wurzel zu Krone ist gewölbt, mit dem höchsten Punkt auf Höhe der mediointernen Expansion. Die Wurzelloben aller Zahnpositionen sind etwa gleich groß und spiegelsymmetrisch. Die zentrale Nährfurche trennt im höchsten Punkt des Wurzelbogens die Wurzelloben von einander.

Carcharhinus borneensis (SLEEKER, 1859)

Carcharias (Prionodon) borneensis BLEEKER, 1859, Acta Soc. Sci. Indo-Neerl., 1858, 59, 8.

Holotypus: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, RNH 7386, 238 mm junges Weibchen.

Typuslokalität: Singkawang, Borneo.

Synonymie : Keine

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 24 Holotype RMNH 7386/ weiblich/juvenil	11	11	3		
					25

Carcharias borneensis besitzt 12 Oberkieferzähne und 11 Unterkieferzähne pro Kieferhälfte



sowie jeweils einen Symphysenzahn. Dies kann aber auch von 11 bis 12 Zähnen im Ober- bzw. 11 bis 12 Zähnen im Unterkiefer variieren. Die dignathe Heterodontie ist bei dieser Spezies sehr ausgeprägt. Die breit flachen Zähne des Oberkiefers besitzen schmale, flach distal geneigte Hauptspitzen. Lediglich distal ist eine Kronenschulter vorhanden, die sich mit deutlichem Knick von der speerspitzenförmigen Kronenhauptspitze absetzt. Die Neigung der Kronenhauptspitze variiert von etwa 75-70° im anterioren Bereich, über 60-50° im lateralen Bereich bis zu 45-35° im posterioren Bereich. Die Kronenschulter trägt 4-5 grobe Nebenzähne, die mitunter zusätzlich serruliert sein können. Die distale Schneidekante der Kronenspitze weist eine deutliche Serrulation auf. Eine ähnlich prominent entwickelte Serrulation zeigt die Schneidekante auf der gesamten mesialen Kronenseite, die im basalen bzw. apikalen Abschnitt noch fein entwickelt ist und im proximalen Bereich deutlich gröber in Erscheinung tritt. Die Unterkieferzähne weisen schmale serrulierte Hauptspitzen auf, die im anterioren- anterolateralen Bereich die Form gleichseitiger spitzer Dreiecke besitzen und mit etwa 80-75° in distaler Richtung geneigt sind. In zunehmend posteriorer Position biegt sich der Apex der Kronen mesial zurück, so dass die mesiale Schneidekante der Kronenspitze einen konvexen Bogen beschreibt. Die Neigung der Spitzen bleibt in etwa gleich, bei im Vergleich zur Wurzel deutlicher Größenabnahme. Die Kronenschultern tragen bis zu 4 schwache Nebenzähne oder sind kräftig serruliert. Bei posterioren Unterkieferzähnen geht die in vorderen Positionen mesial noch deutlich abgesetzte Kronenschulter in einen durchgehenden sigmoidalen Schneidekantenverlauf über. Die Lateralansicht der Unterkieferzähne zeigt eine Sichelform mit verdickter Basis und bauchig aufgeworfener mediointerner Expansion. Die Krone ist sensenartig gebogen mit scharfem Apex. Das laterale Profil der Oberkieferzähne ist spitz keilförmig mit mäßig aufgeworfener Wurzel. Die Wurzel dominiert die Krone und verläuft breit quer orientiert. Die Wurzelloben pro Zahnposition sind etwa gleich groß und spiegelsymmetrisch. Sie werden von einer deutlich eingesenkten zentralen Nährfurche getrennt.

Carcharhinus brachyurus (GÜNTHER, 1870)

Carcharias brachyurus GÜNTHER, 1870, Cat. Fish. British Mus., 8:369.

Neotypus: National Museum of New Zealand, NMNZ 2262, 2420 mm Weibchen, Wanganui, Neuseeland, beschrieben von GARRICK (1982:174). Neuseeland Typusmaterial von *C. brachyurus* im British Museum (Natural History) nicht auffindbar, zwei Australische Föten werden von GÜNTHER (1870) *C. leucas* (GARRICK, 1982) zugeordnet.

Typuslokalität: Neuseeland.

Synonymie : *Carcharias lamiella* JORDAN & GILBERT, 1882; *Eulamia ahenea* STEAD, 1938; *Carcharhi-*



nus improvisus SMITH, 1952; *Carcharhinus rochensis* ABELLA, 1972; *Carcharhinus remotoides* DENG, XIONG & ZHAN, 1981; *Carcharhinus acarenatus* MORENOS & HOYOS, 1983.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus remotus* (nicht *Carcharias* (*Prionodon*) *remotus* DUMERIL, 1865 = *Carcharhinus acronichtus*)

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 40 Holotype MNHN 1898- 1228/männlich/ juvenil	15	14	3		
					32

Diese Spezies besitzt 15 bis 16 Zähne im Oberkiefer bzw. 15 Zähne im Unterkiefer, jeweils pro Kieferhälfte. Dies kann jedoch von 14 bis 16 Zähnen im Oberkiefer und 14 bis 15 im Unterkiefer variieren. Dazu kommen jeweils noch ein bis drei Symphysenzähne. Eine dignathe Heterodontie ist vorhanden, wenn auch weniger intensiv. Die Oberkieferzähne haben eine halb aufrechte Silhouette mit schmalen und fein serrulierten Hauptspitzen, die sich jeweils mesial und distal mit deutlichem Knick von den Kronenschultern absetzen. Im Knick ist die Serrulation am kräftigsten. Die Kronenspitzen sind zwischen 80-65° im anterioren-anterolateralen Bereich bzw. 50-40° im posterioren Bereich in distaler Richtung geneigt. Die Kronenschultern sind ein wenig kräftiger serruliert als die Spitzen, tragen aber keine Nebenspitzen. Die Unterkieferzähne zeigen eine dornartige Form und aufrechte, schmale, schwach serrulierte Hauptspitzen. Der Neigungswinkel der Kronenspitzen liegt bei etwa 80°. Die Größe der Hauptspitzen nimmt im Verhältnis zur Wurzel von anterior nach posterior ab und die Zähne werden deutlich flacher. Die Unterkieferzähne sind aus lateraler Ansicht krallenförmig gebogen mit verdickter Wurzel und prominenter mediotruer Expansion. Die Krone ist aus lateraler Ansicht sensenartig gekrümmt mit scharfem Apex. Das laterale Profil der Oberkieferzähne ist spitz keilförmig mit mäßig aufgeworfener Wurzel. Die Wurzeln sind flach, wenig aufgewölbt und verlaufen quer. Die Wurzelloben pro Zahn werden spiegelsymmetrisch von der zentralen Nährfurche getrennt.

Carcharhinus brevipinna (MÜLLER & HENLE, 1839)

Carcharias (*Aprion*) *brevipinna* MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Besch. Plagiost., (2):31, pl. 9.

Holotypus: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, RHN 2525, 785 mm präparierter Balg.



Typuslokalität: Java.

Synonymie : *Isogomphodon maculipinnis* POEY, 1865; *Uranga nasuta* WHITLEY, 1943; *Longmania calamaria* WHITLEY, 1944; *Aprionodon caparti* POLL, 1951; *Carcharhinus johnsoni* SMITH, 1951.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus maculipinnis* (POEY, 1865); *Aprionodon brevipinna* (MÜLLER & HENLE, 1839)

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 75,5 Holoty- pe RMNH2525.1/ weiblich/juvenil	16	16	3		
US 110231 NMNH/unbe- kannt/adult	17+16	14+5	1		
					88

Jene Art zeichnet sich durch 16 Oberkieferzähne und 15 Unterkieferzähne pro Kieferhälfte aus. Dies kann aber von 15 bis 18 Zähnen im Oberkiefer und 14 bis 17 Zähnen im Unterkiefer variieren. Dazu kommen ein bis drei Symphysenzähne pro Kiefer. Eine dignathe Heterodontie ist zwar vorhanden, allerdings sind sich Ober- und Unterkieferzähne vor allen in anterolateralen Positionen recht ähnlich. Die dornenförmigen, aufrechten bis leicht geneigten Hauptspitzen der Oberkieferzähne sind schmal und fein serruliert. Die Serrulation erscheint bei juvenilen Exemplaren mitunter unregelmäßig. Die Unterkieferzähne zeigen gleich bleibend aufrechte und schmale Hauptspitzen mit glattem Schneiderand. Die Größe der Kronenhauptspitzen nimmt, in Relation zur Wurzel, mit zunehmender posteriorer Position, ab. Die Zähne erscheinen dann breiter als hoch. Die Lateralansicht der Unterkieferzähne ist flach sichelförmig mit mäßig keulenartig verdickter Wurzel und wenig aufgeworfener mediointerner Expansion. Das laterale Profil der Oberkieferzähne ist spitz keilförmig mit deutlich bauchiger mediointerner Expansion. Die Wurzeln sind flach, die Wurzelloben spiegelsymmetrisch durch die zentrale Nährfurche getrennt und quer orientiert.

Carcharhinus cautus (WHITLEY, 1945)

Galeolamna greyicauda WHITLEY, 1945, Aust. Zool., 11(1):2, fig. 2.

Holotypus: Australian Museum, Sydney, IB. 1622, 918 mm Weibchen (nur Haut und Zähne).

Typuslokalität: Shark Bay, Herald Bight, Westaustralien.

Synonymie : Keine



In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 92 Holotype AMS IB 1622/ weiblich/adult	3+3	3+3	2		
					14

Normalerweise zeigt die Art 12 bis 13 Zähne im Oberkiefer und 12 bis 13 Zähne im Unterkiefer pro Kieferhälfte. Variationen von 12 bis 14 Zähnen im Oberkiefer, bzw. 11 bis 13 Zähnen im Unterkiefer, sind jedoch möglich. Ein bis zwei Symphysenzähne in Ober- und Unterkiefer sind normal. *Carcharhinus cautus* weist eine dignathe Heterodontie auf. Die Form der Oberkieferzähne ist spitz speerförmig. Sie besitzen schmale, stark serrulierte und moderat hohe Kronenhauptspitzen. Der Oberkiefer trägt zwischen 85-75° geneigte Anterolateralzähne. Der mesiale Übergang von Kronenschulter in Kronenspitze verläuft in einem leichten Knick. Distal ist der Übergang deutlicher abgesetzt. Die Kronenschultern weisen eine gröbere Serrulation auf als die Kronenspitzen und tragen bis zu 5 Nebenspitzen. Die Zähne des Unterkiefers sind etwas schlanker als jene des Oberkiefers. Der Übergang von Kronenschulter in Kronenspitze ist mesial wie distal mit einem deutlichen Knick markiert. Die Schneidekanten sind nur sehr schwach serruliert oder die Randbezahnung fehlt gänzlich. Die Lateralansicht der Unterkieferzähne ist krallenförmig gebogen mit verdickter Wurzel und bauchig aufgeworfener mediointerner Expansion. Die Krone erscheint aus lateraler Ansicht sensenartig mit scharfem Apex. Das laterale Profil der Oberkieferzähne ist spitz keilförmig mit mäßig aufgeworfener Wurzel. Die Wurzeln sind kräftig und werden von der zentralen Nährfurche spiegelsymmetrisch in zwei gleiche Loben getrennt.

Carcharhinus dussumieri (VALENCIENNES, 1839)

Carcharias (Prionodon) dussumieri VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Besch. Plagiost, (2):47, pl. 19.

Lectotypus: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, MNHN 1135, 370 mm junges Männchen, beschrieben von GARRICK (1982).

Typuslokalität: Pondicherry, Indien.

Synonymie: *Carcharias (Prionodon) tjtutjot* BLEEKER, 1852; *Carcharias (Prionodon) jayanicus* BLEEKER, 1852; *Carcharias malabaricus* DAY, 1873.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus menisorrh* (VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839) = *C. falciformis* (BIBRON, in MÜLLER & HENLE, 1839) eingeschränkt von GARRICK (1982)



In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 61,5 Synty- pe RMNH 7382/ weiblich/adult	13	13	2	1	
NMNH US72477/ männlich/adult	9	7	2	1	
NMNH US7247/ weiblich/adult	8	7	1		
					64

In der Regel zeigt die Art 13 Oberkieferzähne und 13 bis 14 Unterkieferzähne pro Kieferhälfte, dies kann aber von 12 bis 14 Zähnen im Oberkiefer bzw. 11 bis 15 Zähne im Unterkiefer variieren. Dazu kommen ein bis drei Symphysenzähne pro Kiefer. Die dignathe Heterodontie ist sehr deutlich. Die Oberkieferzähne weisen schmale bis moderat breite, dolchartige und stark geneigte Hauptspitzen auf. Die Neigungswinkel betragen etwa 80-70° bei anterolateralen Zähnen und 65-60° in lateralen Positionen. Posteriorzähne neigen ihre Kronenhauptspitzen bis auf 35°, so dass die mesialen Schneidekanten waagrecht verlaufen. Die Zähne weiblicher Individuen sind in den untersuchten Fällen etwas kompakter und die Silhouette durch die kräftigere Wurzel gedrungener. Die sigmoidal verlaufende mesiale Schneidekante der Krone ist serruliert, ein Übergang von Kronenspitze in Kronenschulter ist nicht zu verzeichnen. Dem gegenüber setzt sich die distale Kronenschulter deutlich von der Kronenspitze ab. Sie trägt bis zu 6 Nebenspitzen. Die Nebenspitzen können eine Serrulation 2. Ordnung aufweisen.

Die Unterkieferzähne tragen geneigte, schmal dornenförmige und serrulierte Hauptspitzen. Die mesiale Schneidekante ist konvex eingewölbt, so dass der Apex in Richtung Symphyse hakenförmig aufgebogen ist. Die distale Schneidekante ist entsprechend konkav gewölbt. Dies verleiht der Kronenspitze die Form einer halben Mondsichel. Die Neigung der Kronenspitze bleibt relativ konstant bei 85-80°, deren Größe im Verhältnis zur Wurzel nimmt in posteriorer Richtung deutlich ab, so als würde die „Mondsichel“ in der Wurzel versinken. Kommisurzähne tragen gar keine Kronenspitze mehr. Die Lateralansicht der Unterkieferzähne ist krallenförmig mit leichter Biegung und bauchig aufgeworfener mediointerner Expansion. Das laterale Profil der Oberkieferzähne ist spitz keilförmig und leicht gebogen mit mäßig aufgeworfener mediointerner Expansion. Die Wurzeln sind querorientiert und durch die zentrale Nährfurche in zwei gleiche Wurzelloben geteilt.



Carcharhinus falciformis (BIBRON, 1839)

Carcharias (Prionodon) falciformis BIBRON, in MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Besch. Plagiost., (2):47.

Holotypus: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, MNHN 1134, 528 mm weiblicher Fötus.

Typuslokalität: Kuba.

Synonymie : ? *Carcharias falcipinnis* LOWER, 1839 (Siehe GARRICK, 1982); *Carcharias (Prionodon) menisorrah* VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839; *Squalus* oder *Prionodon tiburo* POEY, 1860 (nicht *Squalus tiburo* LINNAEUS, 1758 = *Sphyrna tiburo*); *Gymnorhinus* oder *Gymnorhinus pharaonis* HEMPRICH & EHRENBERG, 1899; *Aprionodon sitankaiensis* HERRE, 1931; *Carcharhinus floridanus* BIGELOW, SCHROEDER & SPRINGER, 1943; *Eulamia malpeloensis* FOWLER, 1944; *Carcharhinus atrodorsus* DENG, XIONG & ZHAN, 1981.

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 93,5 Synty- pe MNH N 1132/ männlich/juvenil	15	15	2		
NMNH US232775/ unbekannt/adult	3		1	1	
NMNH US232781/unbe- kannt/adult	5	3			
NMNH US232783/unbe- kannt/adult	1	2			
NMNH US232786/unbe- kannt/adult	3		1	1	
NMNH US232788/unbe- kannt/adult	2	3			
NMNH US232789/unbe- kannt/adult	2	3	1		
NMNH US232790/unbe- kannt/adult	3	3			
NMNH US232791a/un- bekannt/adult	4				
NMNH US232785/unbe- kannt/adult	15	15	2		
NMNH US232791/unbe- kannt/adult	12	3			
					121



In Ober- wie Unterkiefer sind 15 Zähne pro Kieferhälfte angeordnet. Varianzen treten von 14 bis 16 Zähnen im Oberkiefer und 13 bis 17 Zähnen im Unterkiefer auf. Dazu kommen ein bis drei Symphysenzähne pro Kiefer. Die Oberkieferzähne besitzen recht schmale, stark serrulierte, aufrechte bis leicht geneigte Kronenhauptspitzen, die sich deutlich von den sehr kräftig serrulierten Kronenschultern absetzen. Die Neigungswinkel betragen etwa 80-70° bei anterolateralen Zähnen, 65-60° in lateralen Positionen und etwa 50-45° posterior. Der mesiale Übergang von Kronenspitze in Kronenschultern ist nur durch eine leichte Einbuchtung markiert, sowie durch den Umstand, dass nur die Kronenschultern kleine Nebenspitzen tragen, die mit beginnender Kronenspitze abrupt in eine feine Serrulation übergehen. Ähnlich verhält es sich auf der distalen Seite, mit dem Unterschied, dass der Übergang mit einem deutlichen Knick vollzogen wird. Die Unterkieferzähne weisen mit 85-80° aufrechte, schmal-dolchförmige, glattrandige Hauptspitzen auf. Das Lateralprofil der Unterkieferzähne ist krallenförmig und leicht gebogen mit etwas verdicktem Wurzelbereich. Zähne des Oberkiefers sind aus lateraler Sicht flach keilförmig bis flach krallenförmig mit mäßig bauchigem Wurzelbereich. Die Wurzeln sind flach und querorientiert und wie üblich durch die zentrale Nährfurche in zwei gleiche Wurzelloben geteilt.

Carcharhinus fitzroyensis (WHITLEY, 1943)

Galeolamna (Uranganops) fitzroyensis WHITLEY, 1943, Proc. Linn.Soc. N.S.W., 68(1):117, fig. 2.

Holotypus: Australian Museum, Sydney, AMS IB. 1229, 1174 mm Weibchen. Typuslokalität: Fitzroy River Estuary, Connor's Creek, Queensland, Australien.

Synonymie : Keine.

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 118 Holoty- pe AMS IB 1229/ weiblich/juvenil	8	5	4		
					17

Carcharhinus fitzroyensis besitzt in der Regel 14 Zähne im Oberkiefer und 13 bis 14 Zähne im Unterkiefer, jeweils pro Kieferhälfte. Dazu kommen zwei Symphysenzähne pro Kiefer. Die hohen Kronenhauptspitzen der Oberkieferzähne sind schmal, stark serruliert und halb aufrecht bis leicht geneigt. Die Neigungswinkel betragen etwa 85-80° bei anterolateralen Zähnen, 75-70° in lateralen Positionen und etwa 60-55° in posteriorer Stellung.



Der mesiale Übergang von Kronenspitze in Kronenschultern ist nur durch einen leichten Knick markiert. Die schmale Kronenschulter trägt eine grobe Serrulation, die zur Kronenhauptspitze feiner werdend ausläuft. Die breiten distalen Kronenschultern sind kräftiger serruliert und tragen kleine Nebenspitzen. Die distale Schneidekante der Kronenspitze ist nur noch schwach serruliert. Die Unterkieferzähne haben eine senkrecht aufragende, schmal spießförmige und teilweise schwach serrulierte Hauptspitze. Die Lateralansicht der Unterkieferzähne zeigt eine krallenförmig gebogene Silhouette mit flach keulenartig verdickter Wurzel und leicht bauchig aufgeworfener mediointerner Expansion. Die Krone erscheint aus lateraler Ansicht sensenartig mit scharfem Apex. Das laterale Profil der Oberkieferzähne ist spitz keilförmig bis leicht gebogen mit mäßig aufgeworfener Wurzel. Die kräftige Wurzel ist mit der zentralen Nährfurche in zwei gleichförmige Loben geteilt. Die Wurzelloben sind keulenförmig-ballenartig aufgeworfen.

Carcharhinus galapagensis (SNODGRAS & HELLER, 1905)

Carcharias galapagensis SNODGRAS & HELLER, 1905, Proc. Washington Acad. Sci., 6:343.

Holotypus: Stanford University Natural History Museum, SU 12324, 650 mm Fötus, nicht auffindbar.

Typuslokalität: Galapagos Inseln.

Synonymie : Keine.

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 224 Pana- ma/weiblich/ adult	14	14	4		
					32

Die Art zeichnet sich im Ober- und Unterkiefer durch 14 Zähne pro Kieferhälfte und ein bis zwei Symphysenzähnen pro Kiefer aus. Sie weist aber auch Varietäten von 13 bis 15 Zähnen im Oberkiefer und 13 bis 15 Zähnen im Unterkiefer auf. Sie zeigt eine sehr deutliche dignathe Heterodontie. Die Oberkieferzähne sind charakterisiert durch hoch spitzschaufelförmige, dreieckige, stark serrulierte Hauptspitzen. Die Hauptspitzen sind anterior hoch aufrecht bis leicht geneigt und gehen mesial fließend, distal in deutlichem Knick in die Kronenschulter über. Diese ist etwas kräftiger serruliert als die mesiale, trägt aber keine Nebenzähne. Die Serrulation wird jeweils zur Kronenspitze schwächer. Die Neigungswinkel der Kronen betragen im Oberkiefer



etwa 85-80° bei anterolateralen Zähnen, 75-65° in lateralen Positionen und etwa 55-45° in posteriorer Stellung. Die Unterkieferzähne weisen relativ breite Wurzeln und senkrecht aufgerichtete, fein serrulierte Hauptspitzen auf. Das Lateralprofil der Unterkieferzähne ist krallenförmig gebogen, mit keulenartig verdickter Wurzel und bauchig aufgeworfener mediointerner Expansion. Die Krone erscheint aus lateraler Ansicht sensenartig mit scharfem Apex. Das laterale Profil der Oberkieferzähne ist spitz keilförmig mit mäßig aufgeworfener Wurzel. Die Wurzeln sind querorientiert bis leicht gebogen, flach und leicht bogenförmig aufgeworfen. Wie üblich wird die Wurzel durch die zentrale Nährfurche in zwei gleich gestaltete Wurzelloben geteilt.

Carcharhinus hemiodon (VALENCIENNES, 1839)

Carcharias (Hypoprion) hemiodon VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Besch. Plagiost., (2): 35, pl.19 (nur Zähne).

Holotypus: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, MNHN 1040, 470 mm junges Männchen.

Typuslokalität: Pondicherry, Indien.

Synonymie : ? *Carcharias watu* SETNA & SARANGDHAR, 1946 (Siehe GARRICK, 1982); ? *Hypoprion atripinna* CHU, 1960.

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 54 Paratype NMV-50084/ weiblich/juvenil	15	14	2		
					31

Jene Art weist 14 bis 15 Oberkieferzähne und 13 bis 14 Unterkieferzähne pro Kieferast auf und ein bis zwei Symphysenzähne pro Kiefer. Eine dignathe Heterodontie ist vorhanden. Die Oberkieferzähne zeigen schmal spießförmige, schwach und nur teilweise serrulierte, hohe aufrechte bis leicht geneigte Hauptspitzen. Deren Neigungswinkel betragen im Oberkiefer etwa 85-80° bei anterioren Zähnen, 75-65° in lateralen Positionen und etwa 50-40° in posteriorer Stellung. Die Kronenschultern tragen 4-6 kräftige distale Nebenzähne. Die Unterkieferzähne sind geprägt durch halb aufgerichtete, schmal spießförmige und glatte Hauptspitzen, deren Neigungswinkel etwa 85-80° beträgt. Das Lateralprofil der Unterkieferzähne ist sichelförmig mit verdicktem Wurzelbereich. Die entsprechende Ansicht der Oberkieferzähne zeigt sich schwach gebogen und keilförmig. Die Wurzeln sind flach und nur geringfügig bogenförmig aufgeworfen. Die Wurzeln werden durch die zentrale Nährfurche in jeweils zwei gleich gestaltete Wurzelloben geteilt.



Carcharhinus isodon (VALENCIENNES, 1839)

Carcharias (*Aprion*) *isodon* VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Besch. Plagiost., (2):32.

Holotypus: Museum National d'Histoire Naturelle, MNHN 1037, 650 mm junges Männchen.

Typuslokalität: wahrscheinlich Küste von New York, USA.

Synonymie : *Aprionodon punctatus* GILL, 1861, 1862, 1864.

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 63 Holotype MNHN 0000-1037/ weiblich/juvenil	15	14	4		
FIMNH 10300073/männ- lich/adult	13+9	12+12	3		
					81

Die Kiefer von *Carcharhinus isodon* weisen 12 bis 15 Zähne im Oberkiefer und 13 bis 14 Zähne im Unterkiefer pro Kieferast auf sowie ein bis zwei Symphysenzähne pro Kiefer. Von allen Vertretern carcharhinider Haie weist die Spezies die geringste dignathe Heterodontie auf. Die Oberkieferzähne haben schmal spießförmige, aufrechte bis leicht geneigte Hauptspitzen mit schwach serrulierten oder glatten Schneiderändern. Die Hauptspitzen setzen sich sowohl mesial als auch distal in einem deutlichen Knick von den ein wenig intensiver serrulierten Kronenschultern ab. Nebenspitzen werden nicht gebildet. Die Neigungswinkel der Kronenspitzen betragen im Oberkiefer von anterior nach posteriorer Stellung relativ konstant 85-75°. Die Unterkieferzähne haben im Vergleich zu den ansonsten ähnlich gestalteten Oberkieferzähnen etwas filigranere, an der Basis weniger breite Hauptspitzen. Die Schneideränder der Hauptspitzen sind stets glatt. Die Zähne des Unterkiefers entsprechen aus lateraler Sicht denen des Oberkiefers, sind aber etwas stärker krallenförmig gebogen. Die Wurzeln sind flach, querorientiert und durch die zentrale Nährfurche in zwei gleiche Wurzelloben geteilt.

Carcharhinus leiodon (GARRICK, 1985)

Carcharhinus leiodon GARRICK 1985 Additions to a revision of the shark Gattung *Carcharhinus*: synonymy of *Aprionodon* and *Hypoprion*, and description of a new species of *Carcharhinus* (Carcharhinidae). NOAA Tech. Rep. NMFS 34. U.S. Department of Commerce, National Oceanic



and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service. 26 p.

Holotypus: NMV, Typusmaterial ist ein juveniles Männchen von 75 cm TL, gesammelt von HEIN (1902)

Gutachter: Musick & FOWLER (2000) (Shark Red List Authority), Shark Specialist Group (2000)
in FOWLER et al (2005)

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 75 Holoty- pe NMV 61465/ Männlich/juvenil	16	15	2	4	
					37

Der bislang einzige beschriebene Vertreter dieser Spezies besitzt pro Kieferast 16 Zähne im Oberkiefer und 16 Zähne im Unterkiefer. Dazu kommen noch jeweils drei Symphysenzähne pro Kiefer. Die dignathe Heterodontie ist mäßig ausgeprägt. Lediglich die etwas kräftigeren Hauptspitzen und die vorhandene Serrulation unterscheiden die Oberkieferzähne von den Unterkieferzähnen. Die Oberkieferzähne weisen schmale spießförmige und schwach geneigte Hauptspitzen auf. Die Neigungswinkel betragen etwa 85-70° bei anterolateralen Zähnen und 65-50° in lateralen Positionen. Die Kronenschultern setzen sich distal wie mesial deutlich von der Kronenspitze ab und tragen vor allem distal eine kräftige Serrulation oder schwache Nebenzähne. Die senkrecht aufragenden Unterkieferzähne haben schmal spießförmige Hauptspitzen. Die Schneidekanten sind jeweils glatt. Die Zähne des Unterkiefers sind aus lateraler Sicht etwas stärker krallenförmig gebogen als Oberkieferzähne und die Wurzelbereiche sind jeweils ähnlich verdickt. Die Wurzeln sind flach querorientiert und durch die zentrale Nährfurche in zwei gleichförmige Wurzelloben geteilt.

Carcharhinus leucas (VALENCIENNES, 1839)

Carcharias (Prionodon) leucas VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Besch. Plagiost., (2):42.
Syntypus: von ursprünglich vier Syntypen im Museum National d'Histoire Naturelle Paris existieren noch zwei präparierte Exemplare: MNHN A9650, 1600 mm adultes Männchen, und MNHN A9652, 1869 mm Weibchen.

Typuslokalität: Antillen.

Synonymie : *Carcharias (Prionodon) zambezensis* PETERS, 1852; *Squalus platyodon* POEY, 1861; *Squalus obtusus* POEY, 1861; *Eulamia nicaraquensis* GILL & BRANSFORD, 1877; *Carcharias azureus*



GILBERT & STARKS, 1904; *Carcharias spenceri* OGILBY, 1911; *Galeolamna (Bogimba) bogimba* WHITLEY, 1943; *Galeolamna greyi mckaili* WHITLEY, 1945; *Carcharhinus vanrooyeni* SMITH, 1958.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus zambezensis* (PETERS, 1852); *Carcharhinus nicaraquensis* (GILL & BRANSFORD, 1877); *Carcharhinus azureus* GILBERT & STARKS, 1904).

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Geschlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysenzähne	gesamt
VW 161,5 Antilles/weiblich/juvenil	12	12	2		
FIMNH 147779/weiblich/juvenil	10	9	2		
FIMNH East of Fort Pearce Pullet Atlantik 1030166/unbekannt/juvenil	15+3	16+4+1	4	1	
NMNH US 232793/unbekannt/adult	1	2	2	1	
NMNH US 232794/unbekannt/adult	1	1			
NMNH US 232796/unbekannt/adult	3	2			
NMNH US 232797/unbekannt/adult	6		2		
NMNH US 232798/unbekannt/juvenil	5	13+11+10	1		
NMNH US 232803/unbekannt/adult	2	1			
NMNH US 232805/unbekannt/adult	2	1			
NMNH US 232807/unbekannt/adult		3	2		
NMNH US 232799/unbekannt/adult	1				
NMNH US 232802/unbekannt/adult	4		1		
NMNH US 232804/unbekannt/adult	3		2		



Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
FIMNH Gulf of Mexico 1030082/ männlich/juvenil	11+10+9	11+11+10	6		
					232

Im Normalfall haben Kiefer von *C. leucas* 13 Oberkieferzähne und 12 Unterkieferzähne pro Kieferast und ein bis zwei Symphysenzähnen in Ober- und Unterkiefer. Es können aber auch 12 bis 16 Zähne in Ober- und Unterkiefer vorhanden sein. Die Spezies weist neben einer ausgeprägten dignathen Heterodontie, deutliche morphologische Unterschiede von juvenilen und adulten bzw. zwischen männlichen und weiblichen Exemplaren auf. Die äußere Form der Oberkieferzähne adulter Individuen ist stets sehr massiv und variiert von hoch dreieckig-lanzettförmig bei anterioren Zähnen, über die Silhouette eines gleichseitigen Dreiecks mit spitzschaufelförmiger Krone bei lateralen Zähnen, hin zu deutlich breit abgesenkten Kronen bei posterioren Zähnen. Die Kronenspitzen weisen Neigungswinkel von etwa 90-85° bei anterolateralen Zähnen und 65-50° in posterolateralen Positionen auf. Der Übergang von Kronenschulter zu Kronenspitze ist mit Ausnahme von Anteriorzähnen nur auf der distalen Seite deutlich eingeknickt. Anteriorzähne besitzen die Form einer Lanzenspitze, sind in etwa vertikal bilateral symmetrisch und weisen sowohl distal als auch mesial einen deutlichen Knick im Übergang von Schulter zu Spitze auf. Die Schneidekanten sind stets stark serruliert, wobei die Kronenschultern eine kräftigere Bezahnung aufweisen. Nebenzähne werden nicht ausgebildet. Die wesentlich filigraneren, aber immer noch kräftigen, Unterkieferzähne haben breit spießförmige, aufrechte bis halbgeneigte, breit serrulierte Hauptspitzen. Deren Wurzeln sind relativ stark bogenförmig aufgewölbt. Bei männlichen Individuen erscheinen die Zähne im Allgemeinen, ganz besonders aber die Unterkieferzähne, deutlich breiter. Die Oberkieferzähne juveniler Exemplare sind weniger robust gebaut und generell stärker in die Breite gezogen. Ähnliches ist auch für juvenile Unterkieferzähne zu verzeichnen. Die Zähne des Unterkiefers sind aus lateraler Sicht krallenförmig gebogen mit sigmoidal geschwungener Kronenspitze. Oberkieferzähne erscheinen aus lateraler Sicht flach keilförmig ohne nennenswerte Wurzelexpansion.

Carcharhinus limbatus (VALENCIENNES, 1839)

Carcharias (*Prionodon*) *limbatus* VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Besch. Plagiost., (2):49, pl. 19 (nur Zähne).

Holotypus: Typuserie (2 Exemplare) im Museum National d'Histoire Naturelle, beide verloren?



Typuslokalität: Martinique.

Synonymie : *Carcharias microps* LOWE, 1840; *Carcharias (Prionodon) pleurotaenia* BLEEKER, 1852; *Carcharias (Prionodon) MÜLLERI* STEINDACHNER, 1867 (nicht *Carcharias (Physodon) MÜLLERI* VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839 = *Scoliodon laticaudus*); ?*Carcharias maculipinna* GÜNTHER, 1868 nicht *Isogomphodon maculipinnis* POEY, 1865 = *Carcharhinus brevipinna*); *Carcharias ehrenbergi* KLUNZINGER, 1871; *Carcharias aethlorus* JORDAN & GILBERT, 1882; *Gymnorhinus* or *Gymnorhinus abbreviatus* HEMPRICH & EHRENBERG, 1899; *Carcharias phorcys* JORDAN & GILBERT, 1903; *Carcharhinus natator* MEEK & HILDEBRAND, 1923; *Galeolamna pleurotaenia tilsoni* WHITLEY, 1950.

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 72 Java/ männlich/juvenil	15	15	4		
					34

Die Spezies besitzt normalerweise 15 Zähne im Oberkiefer und 14 bis 15 Zähne im Unterkiefer pro Kieferhälfte sowie ein bis drei Symphysenzähnen pro Kiefer. Varianten mit 14 bis 16 Zähnen oben und 13 bis 16 Zähnen unten kommen vor. Die morphologischen Unterschiede zwischen Ober- und Unterkieferzähnen sind relativ gering. Eine dignathe Heterodontie ist zwar vorhanden aber wesentlich undeutlicher als bei anderen Carcharhiniden. Die Zähne ähneln sehr stark jenen der zuvor beschriebenen Art *C. isodon*. Als einziges Unterscheidungsmerkmal ist aufzuführen, dass die Kronen bei *C. isodon* generell einer etwas breiteren Wurzel aufsitzen. Die Oberkieferzähne von *C. limbatus* haben aufrecht hohe, schmal spießförmige und fein serrulierte Kronenspitzen. Von der Symphyse zur Kommisur neigen sich die Kronenspitzen im Winkel von 90-85° bei Anteriorzähnen, 80-75° in Lateralstellung und etwa 70-60° bei posterioren Zähnen. Die Kronenschultern sind mesial wie distal deutlich abgesetzt, tragen eine etwas kräftigere Serrulation als die Schneidekante der Kronenspitzen, weisen aber keine Nebenzähne auf.

Die Unterkieferzähne haben ebenso aufrechte, schmal spießförmige und serrulierte Kronenspitzen wie die Oberkieferzähne, unterscheiden sich von diesen aber durch die etwas schmalere Basis der Kronenspitzen und die dadurch etwas schlankere Silhouette. Die Zähne des Unterkiefers sind aus lateraler Sicht etwas stärker krallenförmig gebogen als Oberkieferzähne. Die Kronen sitzen flachen, leicht bogenförmig aufgewölbten Wurzeln auf. Diese werden durch die zentrale Nährfurche in zwei spiegelsymmetrische Wurzelloben geteilt.



Carcharhinus longimanus (POEY, 1861)

Squalus longimanus POEY, 1861, *Memorias*, 2:338, pl. 19, figs 9-10. Placed on the Official List of Specific Names in Zoology by the International Commission on Zoological Nomenclature (Opinion 723.4e, 1965, Namen-Nr. 2059).

Holotypus: Männchen 1640 mm, noch existent?

Typuslokalität: Cuba.

Synonymie : *Squalus* (*Carcharias*) *maou* LESSON, 1830; *Carcharias* (*Prionodon*) *obtus*us GARMAN, 1881 (nicht *Squalus* oder *Prionodon obtusus* POEY, 1861 = *Carcharhinus leucas*); *Carcharias insularum* SNYDER, 1904; *Pterolamiops magnipinnis* SMITH, 1958; *Pterolamiops budkeri* FOURMANOIR, 1961).

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus maou* (LESSON, 1830); *Pterolamiops longimanus* (POEY, 1861).

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 52,5 French Mediter- ranean/männ- lich/juvenil	14	14	2		
FIMNH Axis of Florida current of Jupiter Atlantik 1030150/un- bekannt/subadult	7	14+14	3		
NMNH US196028/unbe- kannt/juvenil	10	7	2		
NMNH US232811/unbe- kannt/adult	2	1			
NMNH US232813-812/ unbekannt/adult	13	12	1		
					116

Der Kiefer jener Art zeigt im Ober- und Unterkiefer 14 Zahnreihen pro Kieferast und ein bis drei Symphysenzähnen pro Kiefer, dies kann jedoch von 13 bis 14 Reihen oben bzw. 13 bis 15 Reihen unten variieren. Eine dignathe Heterodontie ist deutlich ausgeprägt. Die Zähne des Oberkiefers haben sehr breite, dreieckige und kräftig serrulierte, aufrechte bis leicht geneigte Hauptspitzen, die mesial allmählich und distal im leichten Knick in die etwas kräftiger serrulierten Kronenschultern übergehen. Die äußere Morphologie ähnelt auf allen Positionen sehr stark den Zähnen von *C. leucas*. Eine Unterscheidung der Spezies anhand der Zähne ist in



vielen Fällen äußerst schwierig, zumal die jeweilige innerartliche Formvariabilität der Zähne stark ausgeprägt ist. Die äußere Form der Oberkieferzähne adulter Individuen ist, wie auch bei *C. leucas*, stets sehr massiv. Anteriorzähne sind hoch dreieckig, lanzettförmig und vertikal in etwa bilateral symmetrisch. Vom Apex aus erscheinen sie im ersten Drittel der Krone ein wenig stärker mesial-distal aufgeweitet. Bei Lateralzähnen zieht sich die Silhouette in die Breite und erreicht die Form eines gleichseitigen Dreiecks mit spitzschaufelförmiger Krone. Posteriorzähne sind deutlich breit abgesenkt, deren Kronen aber weniger stark geneigt als bei *C. leucas*. Die Kronenspitzen weisen Neigungswinkel von etwa 90-85° bei anterolateralen Zähnen und 75-60° in posterolateralen Positionen auf. Nebenzähne sind nicht beschrieben. Die Unterkieferzähne sind durch aufrechte bis leicht geneigte und kräftig serrulierte Hauptspitzen ausgezeichnet. Sie sind wesentlich filigraner als die Zähne des Oberkiefers aber immer noch kräftig mit breit spießförmigen, aufrechten bis halbgeneigten, breit serrulierten Hauptspitzen. Die Wurzeln sind relativ stark bogenförmig aufgewölbt. Es ist davon auszugehen, dass ähnliche ontogenetische und sexuelle Variabilitäten existieren wie bei *C. leucas*. Die Zähne des Unterkiefers sind aus lateraler Sicht krallenförmig gebogen. Oberkieferzähne erscheinen aus lateraler Sicht flach keilförmig. Die Lateralansichten gleichen jenen von *C. leucas*.

Carcharhinus macloiti (MÜLLER & HENLE, 1839)

Carcharias (Hypoprion) macloiti MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Besch. Plagiost., (2):34, pl. 10.

Holotypus: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, adultes Männchen. Typuslokalität: New Guinea.

Synonymie : Keine.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Hypoprion macloiti* (MÜLLER & HENLE, 1839).

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 71 Papua Holotype RMNH- 2591/männlich/ adult	14	13	3		
					30

Zwischen 13 bis 14 Zähne im Oberkiefer und 10 bis 14 Zähne im Unterkiefer kommen bei dieser Art pro Kieferast vor, zusätzlich ein bis drei Symphysenzähnen pro Kiefer. Eine dignathe Heterodontie ist deutlich ausgeprägt. Oberkieferzähne haben in der Regel schmal spießförmige, vollständig glatte



und moderat hohe Kronenspitzen. Diese setzen sich mesial wie distal deutlich in einem Knick von den Kronenschultern ab. Eine Besonderheit zeigt sich darin, dass die Kronenschultern distal und mesial mit bis zu 5 kräftigen Nebenzähnen besetzt sind. Dabei erscheinen die Kronenschultern vertikal in etwa bilateral symmetrisch. Lediglich die in posteriorer Richtung zunehmende Neigung der Kronenspitze verhindert eine vollkommene Symmetrie. Die Kronenspitzen weisen Neigungswinkel von etwa 90-75° bei anterolateralen Zähnen und 65-45° in posterolateralen Positionen auf. Die Unterkieferzähne haben aufrechte, schmal spießförmige und glatte Kronenspitzen. Diese sind im gleich bleibenden Winkel von 90-85° nach distal geneigt. Die Zähne des Unterkiefers sind aus lateraler Sicht etwas stärker krallenförmig gebogen als jene des Oberkiefers und zusätzlich stärker im Bereich der mediointernen Expansion aufgewölbt. Die Wurzeln sind flach, querorientiert, leicht aufgewölbt und durch die zentrale Nährfurche in zwei gleiche Wurzelloben geteilt.

Carcharhinus melanopterus (QUOY & GAIMARD, 1824)

Carcharias melanopterus QUOY & GAIMARD, 1824, Zoologie, Voy. Uranie et Physicienne, 1877-20:194, pl. 43, figs 1-2.

Holotypus: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, MNHN 1129, 590 mm junges Männchen.

Typuslokalität: Waigeo Islands.

Synonymie : *Squalus* (*Carcharhinus*) *commersoni* BLAINVILLE, 1816 (nomen nudum); *Carcharias playfairi* GÜNTHER, 1870; *Carcharias elegans* HEMPRICH & EHRENBURG, 1899; *Carcharias marianensis* ENGELHARDT, 1912.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Mapolamia spallanzanii* (nicht PERON & LESUEUR, in LESUEUR, 1822, entspricht *C. sorrah*); *Hypoprion playfairi* (GÜNTHER, 1870).

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Geschlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysenzähne	gesamt
VW 53 Papua/männlich/juvenil	13	12	3		
					28

Die Art ist mit 12 Oberkieferzähnen und 11 Unterkieferzähnen pro Kieferast und ein bis drei Symphysenzähnen pro Kiefer charakterisiert. Dies ist aber variabel mit 11 bis 13 Zähnen oben und 10 bis 12 Zähnen unten. Eine dignathe Heterodontie ist deutlich ausgeprägt. Die Oberkieferzähne haben spitzdreieckig-spießförmige, kräftig serrulierte



und hohe Hauptspitzen. Diese setzen sich mesial wie distal deutlich in einem Knick von den Kronenschultern ab und sind in Winkeln von 85-75° im anterioren Bereich und bis 45° im posterioren Bereich in distale Richtung geneigt.

Mit zunehmend posteriorer Zahnstellung nehmen die Kronenspitzen eine stärker dornförmige Gestalt mit konvexen distalen und konkaven mesialen Schneidekanten an. Die Kronenschultern zeigen mesial eine gröbere Serrulation und distal bis zu 5 Nebenspitzen, die allmählich in grobe Serrulation auslaufen. Die Unterkieferzähne haben aufrechte bis moderat geneigte, schmal spießförmige und filigran serrulierte Hauptspitzen, die sehr breiten Wurzeln aufsitzen. Mit zunehmend posteriorer Zahnstellung nimmt die Größe der Kronenspitzen im Verhältnis zur Wurzel deutlich ab. Zusätzlich senken sie sich in die Wurzel förmlich ab. Das Lateralprofil der Unterkieferzähne ist sichelförmig mit verdicktem Wurzelbereich. Die entsprechende Ansicht der Oberkieferzähne zeigt sich schwach gebogen und keilförmig. Die Wurzeln sind breit und flach, leicht aufgewölbt und durch die zentrale Nährfurche in zwei gleich gestaltete Wurzelloben geteilt.

Carcharhinus obscurus (LESUEUR, 1818)

Squalus obscurus LeSueur, 1818, J. Acad. Nat. Sci. Philad., 1(2):223, pl. 9.

Holotypus: keiner

Typuslokalität: Nordamerika.

Synonymie : ? *Prionodon obvelatus* VALENCIENNES, in WEBB & BERHOLT, 1844; ? *Galeolamna greyi* OWEN, 1853; *Carcharias macrurus* RAMSAY & OGILBY, 1887; *Galeolamna* (*Galeolamnoides*) *eblis* WHITLEY, 1944; *Carcharhinus iranaze* FOURMANOIR, 1961; *Carcharhinus obscurella* DENG, XIONG & ZHAN, 1981.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus lamiella* (nicht *Carcharias lamiella* JORDAN & GILBERT, 1882, gleich *C. brachyurus*); *Galeolamna macrurus* RAMSAY & OGILBY, 1887

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Geschlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysenzähne	gesamt
VW 92,5 French Guinea/weiblich/juvenil	14	14	2		
FIMNH Melbourne Beach Brevord County/männlich/juvenil	14+15+15+15	10+10+9	3	2	
					123



Die Art zeigt in der Regel oben wie unten 14 Zähne pro Kieferhälfte mit Variationen von 14 bis 15 Oberkieferzähnen und 13 bis 15 Unterkieferzähnen. Dazu kommen ein bis zwei Symphysenzähne pro Kiefer. Eine dignathe Heterodontie ist deutlich ausgeprägt. Anteriorzähne sind hoch dreieckig lanzettförmig und vertikal in etwa bilateral symmetrisch. Vom Apex aus erscheinen sie im ersten Drittel der Krone ein wenig stärker mesial-distal aufgeweitet. Die restlichen Oberkieferzähne zeigen breit dreieckige, spitzschaufelförmige, kräftig serrulierte Hauptspitzen, die fließend in die etwas kräftiger serrulierten Kronenschultern übergehen. Die mesiale Schneidekante zeigt einen sigmoidalen Verlauf, beginnt an ihrer Basis konkav und läuft zum Apex konvex aus. Die distale Schneidekante erscheint konvex mit schlecht definiertem Knick am Übergang von Kronenschulter zu Kronenspitze. Mit zunehmend posteriorer Stellung sind die Zähne weniger hoch aufrecht und stärker gedrunken. Die Neigungswinkel der Kronen betragen 90-85° in posteriorer Stellung, 75-70° in lateraler Stellung und bis zu 55° in posteriorer Position. Nebenspitzen sind nicht ausgeprägt. Unterkieferzähne zeigen aufrecht lanzettförmige, moderat breite und fein serrulierte Hauptspitzen. Die Schneidekanten sind im anterioren Bereich mesial-distal konvex nach außen gewölbt. Mit zunehmend posteriorer Stellung wölbt sich die distale Schneidekante konkav nach innen und die Kronen sind von dornenförmiger Gestalt. Die Kronengröße nimmt dabei im Verhältnis zur Wurzel kontinuierlich ab. Die Kronenneigung variiert antero-posterior von 85° bis 70°. Die Lateralprofile der Unter- wie Oberkieferzähne sind flach sichel- bis keilförmig mit verdicktem Wurzelbereich, wobei die Oberkieferzähne etwas stärker gestreckt erscheinen. Die Wurzeln sind breit querorientiert und leicht aufgewölbt. Sie werden durch die zentrale Nährfurche in zwei gleich gestaltete Wurzelloben geteilt.

Carcharhinus perezii (POEY, 1876)

Platypodon perezii POEY, 1876, Ann. Soc. Esp. Hist. Nat. Madrid, 5:194, pl. 14, fig. 2-3.

Holotypus: Sechs original Exemplare, von 780 bis 1300 mm und ca. 2 m Länge, noch existent?

Typuslokalität: Cuba.

Synonymie : *Eulamia springeri* BIGELOW & SCHROEDER, 1944.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus springeri* (BIGELOW & SCHROEDER, 1944)

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 73,5 Jamai- ca/weiblich/adult	13	11	3		



Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
NMNH US196264/unbe- kannt/adult	7	2			
NMNH US232822/unbe- kannt/adult	4	2	2		
					44

Die Spezies weist 13 Oberkieferzähne und 12 Unterkieferzähne pro Kieferast und ein bis zwei Symphysenzähne pro Kiefer auf. Variationen von 12 bis 13 Zähnen im Oberkiefer und 11 bis 12 Zähnen im Unterkiefer kommen vor. Eine dignathe Heterodontie ist deutlich ausgeprägt. Die recht hohen Hauptspitzen der Oberkieferzähne sind schmal spießförmig in anterolateralen Positionen, mit schwach konvexen Schneidekanten und stärker dornenförmig, mit konkaver distaler Schneidekante in zunehmend posteriorer Stellung. Die Neigung der Kronenspitzen betragen 85-80° in anterioren Zahnstellungen und 70-60° in lateraler Stellung. Posteriore Zähne neigen ihre Kronenspitzen im Winkel von bis zu 45°. Der Übergang von Kronenspitze in Kronenschulter erfolgt mesial wie distal in einem deutlichen Knick. Die Schneidekanten sind fein bis kräftig serruliert. Die Kronenschultern tragen etwas kräftigere Serrulationen aber keine Nebenspitzen. Die Hauptspitzen der Unterkieferzähne sind aufrecht, ähnlich schmal spießförmig und fein serruliert wie die Oberkieferzähne, insgesamt aber etwas filigraner. Die Neigungswinkel der Kronenspitzen sind relativ konstant bei rund 80°. Mit zunehmend posteriorer Position versinken die Kronen förmlich in den Wurzeln, bis lediglich der Apex aus den Wurzeln hervorragt. Die lateralen Ansichten der Unter- wie Oberkieferzähne zeigen eine flach sichel-keilförmige Gestalt mit schwach verdicktem Wurzelbereich, wobei die Oberkieferzähne etwas flacher gestreckt erscheinen. Die Wurzeln sind querorientiert und schwach aufgewölbt. Wie üblich werden sie durch die zentrale Nährfurche in zwei gleich gestaltete Wurzelloben geteilt.

Carcharhinus plumbeus (NARDO, 1827)

Squalus plumbeus NARDO, 1827, Isis, 20(6):477, 483.

Holotypus: Kein Typusmaterial.

Typuslokalität: Adria.

Synonymie: *Carcharias* (*Prionodon*) *milberti* VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839; *Carcharias ceruleus* DEKAY, 1842 (nicht *Squalus* (*Carcharhinus*) *caeruleus* BLAINVILLE, 1825 = *Prionace glauca*);



Lamna caudata DEKAY, 1842; *Squalus caecchia* NARDO, 1847; *Carcharias (Prionodon) japonicus* SCHLEGEL & TEMMINCK, 1850; *Carcharias obtusirostris* MOREAU, 1881; *Carcharias stevensi* OGILBY, 1911; *Carcharias latistomus* FANG & WANG, 1932; *Galeolamna dorsalis* WHITLEY, 1944.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus milberti* (VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839); *Eulamia milberti* (VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839); *Galeolamna stevensi* (OGILBY, 1911); *Carcharhinus japonicus* (SCHLEGEL, 1850); *Carcharhinus bleekeri* (nicht *Carcharias (Prionodon) bleekeri* DUMERIL, 1865 entspricht *C. sorrah*); *Carcharhinus platyodon* (nicht *Squalus platyodon* POEY, 1861 entspricht *C. leucas*).

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 178 Italy Syntype RMNH- 2555/männlich/ adult	14	13	2		
NMNH US232825/unbe- kannt/juvenil	3	4			
NMNH US232826/unbe- kannt/adult		1			
					37

Vertreter dieser Spezies haben normalerweise 14 Oberkieferzähne und 13 bis 14 Unterkieferzähne pro Kieferast. Die Anzahl kann aber von 13 bis 15 Zähnen im Oberkiefer und 12 bis 15 Zähnen im Unterkiefer variieren. Ein bis zwei Symphysenzähne pro Kiefer sind möglich. Eine dignathe Heterodontie ist deutlich ausgeprägt. Anteriorzähne sind hoch dreieckig, lanzettförmig mit abgesetzten Schultern und vertikal in etwa bilateral symmetrisch. Vom Apex aus erscheinen sie im zweiten Drittel der Krone ein wenig stärker mesial-distal aufgeweitet. Dies unterscheidet sie von ähnlich gebauten Zähnen wie etwa von *C. obscurus*. Die restlichen Oberkieferzähne zeigen spitz dreieckige, spitzschaufelförmige, kräftig serrulierte Hauptspitzen, die mesial sigmoidal fließende Schneidekanten aufweisen. Distal gehen die Kronenspitzen vom Apex aus im zweiten Kronendrittel deutlich geknickt in die etwas kräftiger serrulierten Kronenschultern über. Es werden keine Nebenspitzen gebildet. Die Kronenspitzen weisen Neigungswinkel von etwa 90-75° bei anterolateralen Zähnen, 75-60° in lateralen Positionen und bis 45° bei Posteriorzähnen auf. Die Unterkieferzähne haben aufrechte, schmal spießförmige, fein



serrulierte Hauptspitzen. Die Zähne sind stets vertikal bilateral symmetrisch und die Kronenspitzen folglich nicht geneigt. Die Spitzen versinken in zunehmend posteriorer Stellung allmählich in die Wurzel, bis nur noch ein kleiner Apex erkennbar ist und die Wurzel die Krone deutlich dominiert. Die lateralen Ansichten der Unterkieferzähne sind, wie jene der Oberkieferzähne, flach sichel- bis keilförmig mit schwach verdicktem Wurzelbereich, wobei die Oberkieferzähne etwas flacher gestreckt erscheinen. Die Wurzeln sind flach und breit querorientiert, mit bei Unterkieferzähnen gering bogenförmiger, bei Oberkieferzähnen etwas stärker aufgeworfener Silhouette. Die Wurzel ist durch die zentrale Nährfurche in zwei gleich gestaltete Wurzelloben geteilt.

Carcharhinus porosus (RANZANI, 1839)

Carcharias porosus RANZANI, 1839, Acad. Sci. Inst. Bononiensis, Nov. Comm., 4:70, pl. 9, figs 1-3. Holotypus: Männchen mit 1170 mm, wahrscheinlich adult, nicht auffindbar? Typuslokalität: Brasilien.

Synonymie : *Carcharias (Prionodon) henlei* VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839; *Carcharhinus cerdale* GILBERT, in JORDAN & EVERMANN, 1898

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 93,5 Trinidad/ unbekannt/adult	14	13	2		
					29

Carcharhinus porosus zeichnet sich durch 14 bis 15 Zähne im Oberkiefer und 14 bis 15 Zähne im Unterkiefer pro Kieferhälfte aus. Dazu kommen noch jeweils ein bis zwei Symphysenzähne pro Kiefer. Varianten mit 13 bis 15 Zähnen im Oberkiefer und 13 bis 15 Zähnen im Unterkiefer sind beschrieben. Eine dignathe Heterodontie ist bei dieser Spezies vorhanden aber weniger deutlich ausgeprägt. Die Oberkieferzähne besitzen schmal spießförmige, fein serrulierte, hohe Kronenspitzen. Die Kronenneigung beträgt 85-80° bei posterioren Zähnen, 70-65° in Lateralstellung und bis 45° bei Posteriorzähnen. Die Schneidekanten sind bei anterioren Zähnen mesial-distal schwach konvex nach außen gewölbt, mit zunehmender posteriorer Stellung wölbt sich die mesiale Schneidekante konkav ein. Der Apex neigt sich dadurch dornenförmig in Richtung Symphyse. Die Übergänge der Kronenspitze in die Kronenschultern verlaufen distal mit deutlichem Knick.



Mesial ist nur bei anterolateralen Zähnen eine Unterscheidung in Spitze und Schulter, angedeutet durch einen schwachen Knick, möglich. Posterolateralzähne zeigen einen fließenden Übergang. In den letzten drei posterioren Positionen zeigt sich dann ein konvexer Umschwung der gesamten mesialen Schneidekante. Die distalen Kronenschultern tragen eine etwas kräftigere Serrulation und bei posterolateralen Zähnen kleine Nebenspitzen. Im Unterkiefer weisen anteriore Zähne schmal-spießförmige und fein serrulierte Hauptspitzen auf. Die Schneidekanten sind mesial-distal schwach konvex nach außen gewölbt. Mit zunehmender posteriorer Stellung wölbt sich die mesiale Schneidekante konkav ein, der Apex neigt sich dadurch schmal dornenförmig in Richtung Symphyse. Die Kronenspitze geht dabei zunächst mondsichelförmig in die Wurzel unter. Die Kronenspitze ist durchweg mit 85° geneigt. Die Übergänge der Kronenspitze in die Kronenschultern verlaufen distal wie mesial mit deutlichem Knick. In den letzten drei posterioren Positionen zeigt sich aber wiederum ein konvexer Umschwung der mesialen Schneidekante, so dass Kronenspitze und Schulter fließend in einander übergehen. Die Zähne des Unterkiefers sind aus lateraler Sicht krallenförmig gebogen. Oberkieferzähne erscheinen aus lateraler Sicht flach keilförmig mit leichter Wurzelexpansion. Die Wurzeln sind flach und breit querorientiert. Sie werden durch die zentrale Nährfurche in zwei gleich gestaltete Wurzelloben geteilt.

Carcharhinus sealei (PIETSCHMANN, 1916)

Carcharias sealei PIETSCHMANN, 1916, Jahrb. Nassau. Ver. Nat., 172, ftn pl. 1. Namensersatz für *Carcharias borneensis* SEALE, 1910, Philipp. J. Sci., ser. D, 5:263, fig. 1-4.

Holotypus: (*Carcharias borneensis* SEALE, 1910), Bureau of Science, Manila, Philippinen, 2720 (nicht auffindbar; GARRICK, 1982).

Typuslokalität: Sandakan, Borneo.

Synonymie: *Carcharias borneensis* SEALE, 1910 (nicht *Carcharias* (*Prionodon*) *borneensis* BLEEKER, 1859 = *Carcharhinus borneensis*); *Platypodon coatesi* WHITLEY, 1939.

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 60 Vietnam MNHN a-7803/ weiblich/adult	13	14	2		
NMNH US151233/unbe- kannt/adult	6	4	2	1	
					42



Vertreter jener Art weisen normalerweise in Ober- und Unterkiefer 12 Zähne pro Kieferast und jeweils ein bis zwei Symphysenzähne pro Kiefer auf. Die Varianz umfasst 12 bis 13 Oberkieferzähne und 11 bis 13 Unterkieferzähne. Oberkieferzähne von *Carcharhinus sealeri* haben schmale bis moderat breite, kräftig serrulierte und stark geneigte Hauptspitzen. Die Neigungen betragen anterior zwischen 75-70°, lateral etwa 65-60° und im posterioren Bereich 45-35°. Die mesiale Schneidekante verläuft sigmoidal, beginnt an der Kronenbasis konvex nach außen gewölbt und schwingt auf halber Strecke zum Apex konkav um. Die distale Kronenspitze setzt sich in einem Knick von der, mit bis zu 5 Nebenzähnen besetzten, distalen Kronenschulter ab. Die distale Schneidekante ist durchweg konvex nach außen gewölbt. Die Kronenspitzen erscheinen dornenartig mit zur Symphyse geneigtem Apex. Die Unterkieferzähne zeigen ähnlich geformte Kronenspitzen wie die Oberkieferzähne, mit dem Unterschied, dass sie wesentlich filigraner gezeichnet sind und zusätzlich auch eine deutlich abgesetzte mesiale Kronenschulter aufweisen. Außerdem sind die ersten zwei Anteriorzähne spießartig geformt. Der Rest ist mit etwa 80-75° gleichförmig geneigt und fein serruliert bis glatt. Die Kronenspitzen gehen mondsichelförmig in die Wurzel ein, bis ab etwa den letzten drei Positionen die Kronenspitze nur mehr als winzige Erhebung vorhanden ist. Die Zähne des Unterkiefers sind aus lateraler Sicht krallenförmig gebogen. Oberkieferzähne erscheinen aus lateraler Sicht flach keilförmig mit leichter Wurzelexpansion. Die Wurzeln der Oberkieferzähne sind kräftiger als jene der Unterkieferzähne, generell sind alle mäßig flach, leicht aufgewölbt und durch die zentrale Nährfurche in zwei symmetrische Wurzelloben geteilt.

Carcharhinus signatus (POEY, 1868)

Hypoprion signatus POEY, 1868, Repert. fisico-nat. Isla Cuba, 2:452, pl. 4, fig. 7-8.

Holotypus: ?.

Typuslokalität: Cuba.

Synonymie : *Hypoprion longirostris* POEY, 1876; *Hypoprion bigelowi* CADENAT, 1956.

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 203 Daytona/ männlich/adult	15	15	3		
NMNH US103105/unbe- kannt/adult	13	12	2	1	



Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
NMNH US232828/unbe- kannt/adult		2			
NMNH US232829/unbe- kannt/adult	2	1	2		
NMNH US232830/unbe- kannt/adult	2	1			
NMNH US232831/unbe- kannt/adult	1	1			
FIMNH Gulf of Mexico 165890/ weiblich/juvenil	15+13	14	2	5	
					122

Für diese Art sind in Ober- und Unterkiefer 15 Zähne pro Kieferast und jeweils ein bis zwei Symphysenzähne pro Kiefer charakteristisch. Die Spezies weist deutliche ontogenetische Formvarianzen auf. Die Oberkieferzähne haben schmale, glatte oder unregelmäßig serrulierte, dornförmige Hauptspitzen. Bei juvenilen Exemplaren zeigt die fein serrulierte mesiale Schneidekante der Krone einen sigmoidalen Verlauf, ohne eine Kronenschulter auszubilden. Die distale Schneidekante ist konvex nach außen gewölbt, die Kronenspitze geht mit deutlichem Knick in die Kronenschulter über. Der Apex ist dadurch in Richtung Symphyse gebogen. Die distale Kronenschulter trägt bei juvenilen Individuen kräftige distale Nebenspitzen. Bei adulten Exemplaren ist auch mesial eine kräftig serrulierte oder mit Nebenzähnen versehene Kronenschulter ausgebildet. Die Kronen neigen sich zwischen 80° in anteriorer und bis zu 45° in posteriorer Stellung. Unterkieferzähne von *Carcharhinus signatus* haben aufrechte Hauptspitzen und glatte Schneideränder. Die Form entspricht bis in laterale Positionen im Wesentlichen den Zähnen von *C. sealei*. Weiter posterior versinken die schmal spieß- bis dornenförmigen Kronenspitzen nicht vollkommen in der Wurzel. Kleine Spitzen ragen hier noch aus ihr heraus. Die Neigung der Kronenspitzen beträgt durchweg 85-80°. Die lateralen Ansichten der Unterkieferzähne sind wie jene der Oberkieferzähne flach sichel- bis keilförmig mit schwach verdicktem Wurzelbereich, wobei die Oberkieferzähne etwas flacher und keilförmiger erscheinen. Die Wurzeln sind deutlich bogenförmig aufgewölbt. Die symmetrischen Wurzelloben werden durch die zentrale Nährfurche getrennt.



Carcharhinus sorrah (VALENCIENNES, 1839)

Carcharias (*Prionodon*) *sorrah* VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Besch. Plagiost., (2):45, pl. 16. Lectotypus: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, RHN 4294, 570 m Weibchen, Java, beschrieben von GARRICK(1982).

Typuslokalität: „Indien, Java, Madagaskar“.

Synonymie : *Squalus spallanzani* PERON & LESUEUR, in LESUEUR, 1822; *Carcharias* (*Prionodon*) *bleekeri* DUMERIL, 1865; *Carcharias taeniatus* HEMPRICH & EHRENBURG, 1899; *Galeolamna isobel* WHITLEY, 1947.

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 58,5 Indien Syntype RMNH 4294.1/weiblich/ juvenil	12	12	2		
					26

Die Spezies hat im Normalfall in Ober- und Unterkiefer 12 Zähne pro Kieferast und jeweils ein bis drei Symphysenzähne pro Kiefer. Dies variiert mitunter von 11 bis 13 Zähnen im Oberkiefer und 11 bis 12 Zähnen im Unterkiefer. Die Spezies zeigt dignathe Heterodontie. Die Zähne des Oberkiefers haben schlanke, fein serrulierte und stark posterior geneigte Kronenspitzen, die einer breiten Basis aufsitzen. Die Neigung der Kronenhauptspitzen reicht von etwa 75-65° bei Anteriorzähnen und senkt sich zunehmend über 50-45° bei Lateralzähnen bis bis auf 35° bei Posteriorzähnen ab.

Der mesiale Übergang von Kronenschulter zur Kronenspitze ist lediglich im sigmoidalen Schneidekantenverlauf angedeutet. Die im deutlichen Knick von der Kronenspitze abgesetzten distalen Kronenschultern weisen eine gröbere Serrulation oder bis zu 5 Nebenzähne auf. Die Schneidekanten der Kronenspitze sind fein serruliert.

Die Unterkieferzähne sind sehr schlank und haben distal geneigte Kronenhauptspitzen, welche gerade Schneidekanten aufweisen. Die Neigung der Hauptspitzen beträgt zwischen 75° bei Anterior- und 45° bei Posteriorzähnen. Die Schneidekanten der gesamten Kronen sind durchweg leicht serruliert. Die lateralen Ansichten der Unterkieferzähne ähneln jenen der Oberkieferzähne. Sie sind flach sichel- bis keilförmig und zeigen einen schwach verdickten Wurzelbereich. Die Oberkieferzähne erscheinen etwas flacher gestreckt. Die Zahnkronen sitzen einer breiten Zahnbasis bzw. einer deutlich quer orientierten Wurzel mit symmetrischen Wurzelloben auf.



Carcharhinus tilstoni (WHITLEY, 1950)

Galeolamna pleurotaenia tilstoni WHITLEY (1950)

KAILOLA, P.J., M.J. WILLIAMS, P.C. STEWART, R.E. REICHELT, A. MCNEE & C. GRIEVE, 1993. Australian fisheries resources. Bureau of Resource Sciences, Canberra, Australia. 422 p.

Gutachter: PILLANS, R. & STEVENS, J. (SSG Australia & Oceania Regional Workshop, March 2003)

Reviewer: FOWLER, S. & CAVANAGH, R.D. (Shark Red List Authority)

Holotypus: AMS, IB 2421, 1545 mm TL Weibchen

Typuslokalität: Van Cloon Reef, Joseph BONAPARTE Gulf, West Australia, by S. FOWLER

Synonymie: *Carcharhias* (*Prionodon*) *pleurotaenia* BLEEKER (1852), JORDAN & SEALE (1906), *Eulamia* (*Platyodon*) *pleurotaenia* FOWLER (1940),

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus limbatus* (non MÜLLER & HENLE, 1839)

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW Westaustrali- en Paratype AMS IB-3803/unbe- kannt/unbekannt	15	15	4		
					34

Die Spezies besitzt 15 Zähne im Oberkiefer und 15 Zähne im Unterkiefer, jeweils pro Kieferhälfte. Variationen von 12 bis 14 Zähnen im Oberkiefer und 13 bis 14 Zähnen im Unterkiefer kommen vor. Jeweils bis zu drei Symphysenzähne im Oberkiefer und einer im Unterkiefer sind möglich. Die morphologischen Unterschiede zwischen Ober- und Unterkieferzähnen sind, wie auch bei der sehr ähnlichen Art *C. limbatus*, relativ gering. Eine dignathe Heterodontie ist zwar vorhanden aber eher undeutlich. Die Oberkieferzähne von *C. tilstoni* haben aufrecht hohe, schmal spießförmige und fein serrulierte Kronenspitzen. Von der Symphyse zur Kommisur neigen sich die Kronenspitzen im Winkel von 90-85° bei Anteriorzähnen, 80-75° in Lateralstellung und etwa 70-60° bei posterioren Zähnen. Die Kronenschultern sind mesial wie distal deutlich abgesetzt, tragen eine etwas kräftigere Serrulation als die Schneidekante der Kronenspitzen, weisen aber keine Nebenzähne auf. Die Unterkieferzähne haben ebenso aufrechte, schmal spießförmige und serrulierte Kronenspitzen wie die Oberkieferzähne, unterscheiden sich von diesen aber durch die etwas schmalere Basis der Kronenspitzen und die dadurch etwas schlankere Silhouette. Die lateralen Ansichten der Unterkieferzähne sind wie jene der Oberkieferzähne flach sichelförmig mit schwach verdicktem Wurzelbereich, wobei



die Oberkieferzähne etwas flacher gestreckt und keilförmiger erscheinen. Die Kronen sitzen flachen, leicht bogenförmig aufgewölbten Wurzeln auf. Diese werden durch die zentrale Nährfurche in zwei spiegelsymmetrische Wurzelloben geteilt.

Carcharhinus wheeleri (GARRICK, 1982)

Carcharhinus wheeleri GARRICK, 1982, U.S. Dept. Commerce, Nat. Mar. Fish. Serv. Circ., (445):111, figs 50-51.

Holotypus: U.S. National Museum of Natural History, USNM 197418, 1322 mm adultes Männchen.

Typuslokalität: Rotes Meer.

Synonymie: Keine.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus spallanzani* PERON & LESUEUR, in LESUEUR, 1822; *Carcharhinus amblyrhynchus* BLEAKER, 1856).

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
VW 73 Red Sea/ männlich/juvenil	13	12	2		
					27

Typisch für die Art sind 13 Zähne in Ober- und Unterkiefer pro Kieferast, mit Variationen von 13 bis 14 Zähnen im Oberkiefer und 14 bis 15 Zähnen im Unterkiefer, sowie jeweils einem Symphysenzahn pro Kiefer. Die Zähne des Oberkiefers zeigen mäßig schlanke, fein serrulierte und stark posterior geneigte Kronenspitzen. Die Neigung der Kronenhauptspitzen reicht von etwa 80-65° bei Anteriorzähnen und senkt sich zunehmend, über 60-45° bei Lateralzähnen, bis auf 40° bei Posteriorzähnen ab. Der mesiale Übergang von Kronenschulter zur Kronenspitze ist im sigmoidalen Schneidekantenverlauf als leichter konkaver Knick angedeutet. Besonders charakteristisch ist ein konvexer Knick auf halber Höhe der mesialen Kronenspitze. Distal ist die Kronenspitze markant von der Kronenschulter abgesetzt. Die Schultern weisen eine gröbere Serrulation oder bis zu 5 Nebenzähne auf, die allmählich in grobe Serrulation übergehen. Die Schneidekanten der Kronenspitze sind fein serruliert. Die Unterkieferzähne sind sehr schlank, mit stark distal geneigten Kronenhauptspitzen und geraden Schneidekanten. Die Neigung der Hauptspitzen beträgt zwischen 85° bei Anterior- und 65° bei Posteriorzähnen. Bei den letzten zwei bis drei posterioren Zähnen neigt sich die Kronen bis fast vollständig in die distale Kronenschulter. Die Schneidekanten der gesamten Kronen im Unterkiefer sind



durchweg leicht serruliert. Die lateralen Ansichten der Unterkieferzähne sind sichelförmig mit schwach verdicktem Wurzelbereich, die Oberkieferzähne sind keilförmig. Die Zahnkronen sitzen einer breiten Zahnbasis bzw. einer deutlich querorientierten Wurzel mit symmetrischen Wurzelloben auf.

Galeocерdo MÜLLER & HENLE, 1837

Gattung: *Galeocерdo* MÜLLER & HENLE, 1837, Ber. Akad. Wiss. Berlin, 115. Holotypus: *Squalus arcticus* FABER, 1829, mit nachträglich beschriebenem Monotypus in BONAPARTE (1838:211).

Synonymie : Gattung *Boreogaleus* GILL, 1862.

Galeocерdo cuvier (PERON & LESUEUR, 1822)

Squalus cuvier PERON & LESUEUR, in LESUEUR, 1822, J. Acad. Nat. Sci. Philad., 2(2):351.

Holotypus: keiner

Typuslokalität: Nordwestküste New Holland (Australia).

Synonymie : *Squalus arcticus* FABER, 1829; *Galeus cepedianus* AGASSIZ, 1838; *Galeocерdo tigrinus* MÜLLER & HENLE, 1839; *Galeus maculatus* RANZANI, 1840; *Carcharias (Prionodon) fasciatus* BLEEKER, 1852 in Teilen, auch basierend auf *Carcharhinus dussumieri*); *Galeocерdo rayneri* McDONALD & BARRON, 1868; *Galeocерdo obtusus* KLUNZINGER, 1871; *Carcharias hemprichii* HILGENDORF in HEMPRICH & EHRENBURG, 1899.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Galeocерdo arcticus* (FABER, 1829).

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
FIMNH Gulf of Mexico 89191/ männlich/juvenil	10	13+13	2		
NMNH US111411/unbe- kannt/adult	7?				
NMNH US232939/unbe- kannt/adult	5?		1		
NMNH US232940/unbe- kannt/adult	4?		1		
NMNH US232941/unbe- kannt/adult	1?				



Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
NMNH US232944/unbe- kannt/adult	1?				
NMNH US111425/unbe- kannt/adult	2?				
					60

Die Vertreter der monotypischen Gattung haben pro Kieferast 9 bis 13 Zähne im Oberkiefer und 9 bis 12 Zähne im Unterkiefer sowie jeweils einem Symphysenzahn pro Kiefer. Die sehr charakteristischen und monotypischen, lediglich bei dieser Gattung vorkommenden Zähne, sind in Ober- und Unterkiefer ähnlich ausgeprägt, mit typischer, breit schaufelartiger und stark aufgebogener Hahnenkammform. Die Zähne sind in anterolateralen bis posterolateralen Positionen relativ gleichförmig gebaut, werden aber mit zunehmender posteriorer Stellung deutlich flacher. Sie haben stark gebogene und geneigte Hauptspitzen, deren Apex sich bei Unterkieferzähnen leicht mesial zurückbiegt. Der apikale Teil der Krone zeigt somit eine schwach konkave mesiale Schneidekante, wohingegen der mediane und basale Bereich deutlich konvex gekrümmt ist. Die Zähne von *G. cuvier* besitzen sehr kräftige distale Nebenspitzen bzw. distal wie mesial eine prominente Serrulation. Die Nebenspitzen sind in sich bis Dritter Ordnung extra serruliert. Es existiert zusätzlich eine ausgeprägte ontogenetische Heterodontie. Zähne juveniler Vertreter erscheinen weniger kompakt mit filigraneren Kronenspitzen. Auch kommt die Serrulation 3. Ordnung nur bei ausgewachsenen Tieren vor. Aus lateraler Ansicht besitzen die Zähne stets eine flach keilförmige Silhouette mit leicht konvex gekrümmter Lingualseite und gerader Labialseite. Eine mediointerne Expansion tritt kaum in Erscheinung. Die Zahnwurzeln von *G. cuvier* sind stets sehr kräftig und bogenförmig aufgewölbt. Sie sind breit nieren- bzw. bohnenförmig und besitzen asymmetrische Wurzelloben, von denen der mesiale Lobus etwas kürzer als der distale ist. Nach eingehender Analyse zahlreicher Individuen scheint auch eine sexuelle Heterodontie vorzuherrschen. Dabei besitzen vor allem adulte weibliche Individuen etwas breitere Zähne als ihre männlichen Altersgenossen.

Loxodon MÜLLER & HENLE, 1838

Gattung : *Loxodon* MÜLLER & HENLE, 1838, Mag. Nat. Hist., (2):36.

Typusspezies : *Loxodon macrorhinus* MÜLLER & HENLE, 1839, nachträgliche Beschreibung als Monotypus.



Synonymie : Keine.

Loxodon macrorhinus (MÜLLER & HENLE, 1839)

Loxodon macrorhinus MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Besch. Plagiost., (2):61, pl. 25.

Holotypus: Zoologisches Museum, Humboldt Universität, Berlin, ISZZ 4479, 315 mm Fötus.

Typuslokalität: unbekannt.

Synonymie : *Carcharias (Scoliodon) dumerili* BLEEKER, 1865; *Carcharias albomarginatus* HEMPRICH & EHRENBERG, 1899; *Scoliodon jordani* OGILBY, 1908; *Scoliodon affinis* OGILBY, 1912; *Scoliodon ceylonensis* SETNA & SARANGDHAR, 1946.

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
USNMNH Phil- lipines Manila 197349/weiblich/ subadult	7	9	2		
USNMNH Phil- lipines Manila 197349/weiblich/ subadult	5	4	2		
					29

Die monotypische Gattung *Loxodon* weist 12 bis 14 Oberkieferzähne und 12 bis 14 Unterkieferzähne sowie jeweils einen Symphysenzahn pro Kiefer auf. Die Zähne von Ober- bzw. Unterkiefer zeigen ähnliche morphologische Attribute. Die Zähne weisen schlanke, sigmoidal geschwungene und ab anterolateraler Position stark distal geneigte Hauptspitzen auf. Die Anteriorzähne sind noch sehr stark aufgerichtet, deren Kronenspitzen mit 85-80° beinahe senkrecht. Die mesiale Schneidekante ist basal konvex nach außen gewölbt. Die Wölbung zieht sich bis über den Median der Krone und schwingt zum Apex konkav um. Der Apex ist somit zur Symphyse vorgebogen. Die distal deutlich knickartig abgesetzten Kronenschultern besitzen klingenartige Schneideränder aber keine Nebenspitzen oder Serrulationen. Der mesiale Rand der Kronenspitze ist konvex gewölbt. Die Kronenspitze erscheint dornenförmig. Mit zunehmend posteriorer Zahnstellung neigt sich der apikale Bereich der mesialen Schneidekante wieder in Richtung Kommisur. Damit besitzt der mesiale Schneiderand einen durchgehend konvexen Verlauf. Die Neigung der Kronenspitzen reicht von 70-65° bei anterioren Zähnen, über 45-35° bei lateralen Zähnen bis 30-25° bei Zähnen in posteriorer Position. Die Zähne des Unterkiefers sind prinzipiell ähnlich gestaltet wie jene des Oberkiefers besitzen aber generell



wesentlich schmalere und filigranere Kronenspitzen. Aus lateraler Ansicht zeigen die Unterkieferzähne ein flach dornenförmiges Profil mit stark aufgewölbter Wurzel und prominenter mediotrunder Expansion. Das Lateralprofil der Oberkieferzähne ist hingegen flach keilförmig, zeigt aber einen ähnlich prominenten Wurzelbereich. Eine sexuelle Heterodontie wird vermutet und muss in zukünftigen Arbeiten an weiteren Individuen weiter geprüft werden. Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten männlichen Vertreter der Spezies zeigten insgesamt bei Oberkieferzähnen kräftigere Kronenspitzen und etwas höhere Unterkieferzähne als ihre weiblichen Artgenossen.

Negaprion WHITLEY, 1940

Gattung : *Negaprion* WHITLEY, 1940, Fish. Australia, (1):111.

Typusspezies: *Aprionodon acutidens queenslandicus* WHITLEY, 1939, Juniorsynonym von *Negaprion acutidens* (RÜPPELL, 1837).

Synonymie : Gattung *Mystidens*, WHITLEY, 1944; Gattung *Hemigaleops* SCHULTZ, in SCHULTZ et al., 1953.

Negaprion brevirostris (POEY, 1868)

Hypoprion brevirostris POEY, 1868, Repert. fisico-nat. Isla Cuba, 2:451, pl. 4, fig. 5, 6, 20.

Holotypus: ? Typus

Lokalität : Cuba.

Synonymie : *Carcharias fronto* JORDAN & GILBERT, 1882.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Negaprion fronto* (JORDAN & GILBERT, 1882).

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
U S N M N H 232948-76/un- bekannt/adult	6	6			
U S N M N H 232949-52/un- bekannt/adult	6?		2		
U S N M N H 232950/unbe- kannt/adult	10		1		
U S N M N H 232951/unbe- kannt/adult	11			1	



Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
FIMNH Indian River Melbourn Westbank 10300072/ unbekannt/subadult	15+13	15	2	6	
					94

Diese Spezies trägt in Oberkiefer und Unterkiefer jeweils 13 bis 16 Zähne pro Kieferast und jeweils einen Symphysenzahn. *Negaprion brevirostris* zeigt eine schwache dignathe Heterodontie. Die Art weist große aufrechte Oberkieferzähne mit breiten spieß- bis dornenförmigen und glattrandigen Kronenspitzen auf. Serrulationen sind, wenn vorhanden, auf die Schneidekanten der deutlich abgesetzten Kronenschultern beschränkt. Die Schneidekanten sind mesial gerade bis schwach konvex und distal schwach konkav gekrümmt. Der Apex zeigt somit in distale Richtung. Nebenspitzen sind nicht vorhanden. Die Neigung der Kronenspitzen variieren von 85° bei Anteriorzähnen, über 65° bei Lateralzähnen zu 55° bei Posteriorzähnen. Unterkieferzähne tragen ebenso keine Nebenspitzen, haben aber in der Regel aufrechte, relativ lange und leicht mesial gekrümmte Hauptspitzen ohne Serrulation. Die Schneidekanten der Kronenspitzen sind im Gegensatz zu Oberkieferzähnen auf der mesialen Seite schwach konkav und auf der distalen Seite schwach konvex gekrümmt. Lediglich anteriore Unterkieferzähne zeigen speerförmige Kronenspitzen mit mesial wie distal schwach konvex gekrümmten Schneidekanten. Die lateralen Profile der Oberkieferzähne sind keilförmig bis flach spießförmig mit deutlich erweiterter mediointerner Expansion. Unterkieferzähne zeigen ein ähnliches Profil, deren Krone ist aber stärker lingual gekrümmt. Die Wurzeln von *N. brevirostris* sind stets sehr kräftig und deutlich auf Höhe der zentralen Nährfurche aufgewölbt. Die durch die zentrale Nährfurche geteilten Wurzelloben sind asymmetrisch, der distale in der Regel kürzer als der mesiale.

Prionace CANTOR, 1849

Gattung : *Prionace* CANTOR, 1849, J. Asiatic Soc. Bengal, 18:1399. aufgeführt in der offiziellen Liste für Zoology der International Commission on Zoological Nomenclature (Befund 723.3d, 1965, Namen-Nr. 1660).

Typusspezies: *Squalus glaucus* LINNAEUS, 1758, unter Aufhebung der Regeln von Befund 723 der International Commission on Zoological Nomenclature (1965:32).

Synonymie : Gattung *Thalassorhinus* VALENCIENNES, in BONAPARTE, 1838; ebenso VALENCIENNES,



in MÜLLER & HENLE, 1839; Gattung *Cynocephalus* GILL, 1862 (Juniorhomonym von *Cynocephalus* BODDAERT, 1768 und *Cynocephalus* GEOFFROY & CUVIER, 1795, in Mammalia); Gattung *Thalassinus* MOREAU, 1881; Gattung *Galeus* GARMAN, 1913 (Juniorhomonym von *Galeus* RAFINESQUE, 1809, *Galeus* CUVIER, 1817 und *Galeus* LEACH, 1818).

Prionace glauca (LINNAEUS, 1758)

Squalus glaucus LINNAEUS, 1758, Syst.Nat., (10)1:235. aufgeführt in der offiziellen Liste für Zoology der International Commission on Zoological Nomenclature (Befund 723.3d, 1965, Namen-Nr. 1660).

Holotypus: Keiner.

Typuslokalität: „Habitat in Oceano Europaeo“.

Synonymie: ? *Squalus adscentionis* OSBECK, 1765; ? *Squalus rondeletii* RISSO, 1810; *Squalus caeruleus* BLAINVILLE, 1825; ? *Galeus thalassinus* VALENCIENNES, in CUVIER, 1835; ? *Thalassorhinus vulpecula* VALENCIENNES, in BONAPARTE, 1838; auch in MÜLLER & HENLE, 1839; *Carcharias (Prionodon) hirundinaceus* VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839; *Thalassinus rondeletti* MOREAU, 1881; *Carcharias pugae* PEREZ CANTO, 1886; *Carcharias gracilis* PHILIPPI, 1887; *Hypoprion* / *Hemigaleus isodus* PHILIPPI, 1887; ? *Carcharias aethiops* PHILIPPI, 1896; *Prionace macki* PHILLIPPS, 1935.

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
FIMNH Bahamas 13107/ weiblich/adult	14	14	2		
					30

Die Vertreter der monotypischen Gattung haben pro Kieferast 12 bis 15 Zähne im Oberkiefer und 12 bis 17 Zähne im Unterkiefer. Dazu kommen noch jeweils 1 Symphysenzahn im Oberkiefer und bis zu 4 Symphysenzähne im Unterkiefer. Die sehr charakteristischen Zähne zeigen eine ausgeprägte dignathe Heterodontie. Oberkieferzähne adulter Exemplare besitzen breit dreieckige, klauenartig geschwungene, aufrechte bis leicht geneigte, stets serrulierte Kronenspitzen. Bei anterioreren Oberkieferzähnen beginnt der mesiale Teil der Krone basal als schwach konvex nach außen gewölbte und recht steil stehende Kronenschulter, die nach etwa einem Drittel der Gesamtkronenlänge leicht einknickt und so den Übergang zur Kronenspitze markiert. Diese zeigt eine ebenso konvex nach außen gewölbte Silhouette. Das distale Kronenprofil zeigt eine konkav eingewölbte Schneidekante der Kronenspitze, die in einem



weiten Bogen allmählich in die gerade oder leicht konvex verlaufende distale Kronenschulter übergeht. Die gesamte Schneidekante der Krone ist scharf serruliert, wobei die Serrulation der Kronenspitze etwas gröber ausfällt. Die Kronenspitze hat die typische Form eines Fangzahns oder eines Jagdmessers. Je weiter die Zahnposition in posteriorer Richtung vorrückt desto flacher und stärker distal gebogen stellt sich die Krone dar und auch der ohnehin schon schwache Übergang von Kronenspitze zur Kronenschulter wird auf der mesialen Seite flacher, bis in fortgeschrittener lateraler Position eine Unterscheidung zwischen Kronenspitze und Kronenschulter nicht mehr möglich ist. Die mesiale Randkontur erscheint in lateraler Stellung zunächst flach sigmoidal, später bei Posterior- und Kommisuralzähnen konvex bogenförmig. Die Krümmung der Krone beträgt bei Anteriorzähnen etwa 60-50°, bei Lateralzähnen 50-40° und bei Posteriorzähnen 35-25°. Bei juvenilen Individuen ist sowohl distal als auch mesial eine Kronenschulter vorhanden. Unterkieferzähne sind variabel serruliert. Die Kronen weisen eine sehr kräftige gesägte Serrulation auf, wohingegen die Kronenschultern wesentlich feiner serruliert sind. Sie haben schlanke dolchartige Kronenspitzen die mesial wie distal in relativ steile Kronenschultern übergehen. Die Neigungswinkel der Kronen betragen relativ konstant 75-70°. Die lateralen Profile der Oberkieferzähne sind keilförmig mit flach konvexer Lingualseite und gerader Labialseite. Die mediointerne Expansion tritt kaum in Erscheinung. Unterkieferzähne zeigen ein ähnliches Profil, deren Krone ist aber stärker lingual gekrümmt. Die Wurzeln der Oberkieferzähne sind sehr kräftig, im zentralen Bereich auf Höhe der mediointernen Expansion aufgewölbt und durch die zentrale Nährfurche in zwei relativ symmetrische Wurzelloben geteilt. Die Enden der Wurzelloben sind weit Richtung Krone aufgebogen. Die Wurzeln der Unterkieferzähne sind ähnlich gebaut wie die der Oberkieferzähne, ebenso kräftig aber ohne die ausgeprägte Biegung der Wurzellobenenden.

Rhizoprionodon WHITLEY, 1929

Gattung: *Rhizoprionodon* WHITLEY, 1929, Aust. Zool., 5(4):354. vorgeschlagen als Namensersatz für *Rhizoprion* OGILBY, 1915.

Typuspezies: *Carcharias (Scoliodon) crenidens* KLUNZINGER, 1879, nach Originalbeschreibung; Juniorsynonym von *Carcharias acutus* RÜPPELL, 1837.

Synonymie : Gattung *Rhizoprion* OGILBY, 1915 (Juniorhomonym von *Rhizoprion* JOURDAN, 1861, in Mammalia); Gattung *Protozygaena* WHITLEY, 1940.

Rhizoprionodon acutus (RÜPPELL, 1837)

Carcharias acutus RÜPPELL, 1837, Neue Wirbel. Faun. Abyssienien, Fisch Rothen Meeres, (11):65, pl. 18, fig. 4.



Lectotypus: Naturmuseum Senckenberg, SMF 2783, 440 mm präpariertes Exemplar beschrieben von KLAUSEWITZ

(1960:292).

Typuslokalität: Djedda, Rotes Meer.

Synonymie : *Carcharias* (*Prionodon*) *sorrakowa* BLEEKER, 1853; *Carcharias* (*Scoliodon*) *walbeehmi* BLEEKER, 1856 (auch als *walbenii*); *Carcharias* (*Scoliodon*) *crenicens* KLUNZINGER, 1879; *Carcharias* *aaronis* HEMPRICH & EHRENBURG, 1899; *Scoliodon longmani* OGILBY, 1912; *Scoliodon vagatus* GARMAN, 1913; *Carcharias eumeces* PIETSCHMANN, 1913.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Scoliodon sorrakowa* (BLEAKER, 1853); auch als *sorrawah*; *Scoliodon walbeehmi* (SLEEKER, 1856).

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Geschlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysenzähne	gesamt
USNMNH 151235/unbekannt/adult	9	11	2		
USNMNH 232985/unbekannt/adult	12	12	1		
USNMNH 232987/unbekannt/adult	11	9	2		
					69

Rhizoprionodon acutus hat 12 Oberkieferzähne und 12 Unterkieferzähne. Zusätzlich können ein bis zwei Symphysenzähne vorkommen. Die in beiden Kiefern recht kleinen und stets geneigten Zähne haben im Verhältnis zum Gesamtzahn recht breite spießförmige Kronenspitzen. Anterior- bzw. Symphysenzähne besitzen senkrecht aufragende Kronen. Die Kronenspitzen der darauf folgenden Zähne neigen sich von 55-50° in anterolateraler Position bis 20-10° in posteriorer Stellung. Distal gehen die Kronenspitzen im spitzen Knick in die Kronenschultern über. Mesial verläuft der Übergang von Kronenspitze zu Kronenschulter fließend und kaum wahrnehmbar. Die Schneidekanten der Krone sind bei juvenilen und semiadulten Individuen glatt, ausgewachsene Exemplare zeigen eine sehr feine Serrulation, vor allem im zentralen Bereich der mesialen Schneidekante. Die distalen Kronenschultern sind entweder glattrandig und klingenförmig flach oder mit zwei bis drei Nebenzähnen versehen. Morphologische Unterschiede zwischen Ober- und Unterkieferzähnen sind nicht auszumachen. Die lateralen Profile der Oberkieferzähne sind keilförmig flach mit konvexer Lingualseite und gerader Labialseite. Die medioterminale Expansion tritt deutlich hervor. Unterkieferzähne



zeigen ein ähnliches Profil, deren Krone ist aber stärker lingual gekrümmt und die Wurzel bzw. die mediointerne Expansion ist lingual prominent keulenartig aufgewölbt. Die Wurzeln sind flach und werden durch die zentrale Nährfurche in zwei gleichgestaltete Wurzelloben geteilt.

Rhizoprionodon lalandii (VALENCIENNES, 1839)

Carcharias (Scoliodon) lalandii VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Beschr. Plagiost., (2):30.

Lectotypus: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, MNHN 945, 303 mm, junges Männchen, Brasilien, beschrieben von SPRINGER (1964:619).

Typuslokalität: Rio de Janeiro, Martinique, Guadeloupe.

Synonymie : *Scoliodon intermedius* GARMAN, 1913.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Scoliodon* oder *Rhizoprionodon lalandii* (VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839),

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Geschlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysenzähne	gesamt
USNMNH 110321/unbekannt/adult	18	25	4	2	
USNMNH 127099/unbekannt/adult	7	6	2		
					64

R. lalandii besitzt in Oberkiefer und Unterkiefer jeweils 12 Zähne pro Kieferast. Dazu kommen ein bis zwei Symphysenzähne. Die kleinen und stets geneigten Zähne haben stark sigmoidal geschwungene Kronen.

Die Kronenspitzen neigen sich von 55-50° in anterolateraler Position bis 15-5° bzw. waagerechter Neigung der Kronen in posteriorer Stellung. Distal gehen die Kronenspitzen im spitzen Knick in die schneideblattartig flachen Kronenschultern über. Die distalen Kronenschultern sind entweder glattrandig und klingenförmig flach oder mit zwei undeutlichen Nebenzähnen versehen.

Mesial verläuft der Übergang von Kronenspitze zu Kronenschulter fließend. Die Schneidekanten der Krone sind bei juvenilen und semiadulten Individuen glatt, ausgewachsene Exemplare zeigen eine sehr feine unregelmäßige Serrulation. Morphologische Unterschiede zwischen Ober- und Unterkieferzähnen sind schwach und eine dignathe



Heterodontie nur wenig vorhanden. Die ansonsten gleichgestalteten Unterkieferzähne weisen etwas schmalere und filigranere Kronen auf, so dass der sigmoidal geschwungene Charakter der Zähne noch deutlicher hervor tritt.

Ontogenetische bzw. sexuelle Unterschiede sind insofern vorhanden, dass adulte Männchen schmalere, höhere und stärker gebogene Hauptspitzen bei anterolateralen Zähnen aufweisen als adulte weibliche Exemplare oder juvenile Männchen. Die lateralen Profile der Oberkieferzähne sind keilförmig flach mit konvexer Lingualseite und gerader Labialseite. Die mediointerne Expansion tritt deutlich hervor. Unterkieferzähne besitzen eine stark lingual gekrümmte Krone und deren Wurzel bzw. mediointerne Expansion ist lingual prominent keulenartig aufgewölbt. Die Wurzeln sind flach und werden durch die zentrale Nährfurche in zwei gleichgestaltete Wurzelloben geteilt.

Rhizoprionodon longurio (JORDAN & GILBERT, 1882)

Carcharias (Scoliodon) longurio JORDAN & GILBERT, 1882, Proc. U.S. Nat. Mus., 5:106.

Holotypus: drei Syntypen in Sammlung des U.S. National Museum of Natural History: USNM 28306, 517 mm Weibchen, USNM 28330, 792 mm adultes Männchen, und USNM 29551, 518 mm Weibchen, alle Pazifik Mexiko.

Typuslokalität: Mazatlan, Mexiko, Ostpazifik.

Synonymie : Keine.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Scoliodon longurio* (JORDAN & GILBERT, 1882).

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
USNMNH 79291/ unbekannt/adult	11	10	1	1	
					23

Zähne von *R. longurio* haben jeweils 13 bis 14 Zähne pro Kieferast im Ober- und Unterkiefer, dazu kommt in der Regel ein Symphysenzahn im Oberkiefer. Die Zähne sind in beiden Kiefern recht klein und haben spitze, spießförmige, distal geneigte Kronenspitzen. Anterior- bzw. Symphysenzähne besitzen steil aufragende Kronen. Die Kronenspitzen der darauf folgenden Zähne neigen sich von 60-45° in anterolateraler Position bis 20-10° in posteriorer Stellung. Distal gehen die Kronenspitzen im etwa rechtwinkligen Knick in die Kronenschultern über. Die distalen Kronenschultern sind entweder glattrandig und klingenförmig flach



oder mit ein bis drei stumpfen und seitlich abgeflachten Nebenzähnen versehen. Der distale Schneiderand der Kronenspitze ist konvex nach außen gewölbt. Mesial verläuft der Übergang von Kronenspitze zu Kronenschulter fließend, eine deutliche Trennung ist nicht zu erkennen. Die mesialen Schneidekanten zeigen einen schwach sigmoidalen Verlauf, der Kronenapex ist dabei ein wenig Richtung Symphyse zurück gebogen. Die Schneidekanten der Krone sind bei juvenilen und semiadulten Individuen stets glattrandig, ausgewachsene Exemplare können eine unregelmäßige, sehr feine Serrulation aufweisen. Unterkieferzähne zeigen eine weniger massive und wesentlich stärker in Richtung Symphyse zurück gebogene, eher dornenartige Kronenspitze, mit basal konvex beginnender und apikal konkav umschwingender mesialer Schneidekante. Die lateralen Profile der Oberkieferzähne sind spitz, keilförmig flach, mit konvexer Lingualseite und gerader Labialseite. Die medioterminale Expansion tritt deutlich hervor. Unterkieferzähne zeigen ein ähnliches Profil, deren Krone ist aber stärker krallenartig lingual gekrümmt und die Wurzel bzw. deren medioterminale Expansion ist lingual prominent keulenartig aufgewölbt. Die Wurzeln sind flach und werden durch die zentrale Nährfurche in zwei gleich gestaltete Wurzelloben geteilt. Unterschiede zwischen den Geschlechtern wurden bislang nicht beschrieben.

Rhizoprionodon porosus (POEY, 1861)

Squalus porosus POEY, 1861, *Memorias*, 2:339, pl. 19, figs 11-12.

Holotypus: unbekannt, 815 mm Männchen (wahrscheinlich adult) mitgeteilt. Typuslokalität: Cuba.

Synonymie : Keine.

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Geschlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysenzähne	gesamt
USNMNH 101319/ unbekannt/adult	13	16	2	1	
USNMNH 101340/ unbekannt/adult	22	17	2	1	
USNMNH 232991/ unbekannt/adult	10	10	1	1	
USNMNH 232993/ unbekannt/adult	6	5	2		



Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
USNMNH 232994/ unbekannt/adult	11	7	2		
USNMNH 232995/ unbekannt/adult	6			1	
					136

R. porosus besitzt in Oberkiefer und Unterkiefer jeweils 12 Zähne pro Kieferast. Dazu kommt ein Symphysenzahn im Oberkiefer. Die Zähne ähneln stark jenen von *R. longurio*, sind in beiden Kiefern recht klein und haben spitze spießförmige distal geneigte Kronenspitzen. Die Kronen der Anterior- bzw. Symphysenzähne ragen steil auf, die Kronenspitzen der darauf folgenden Anterolateralzähne neigen sich von 60-45°, Posteriorzähne etwa 20-10°. Die Kronenspitzen gehen distal im rechtwinkligen Knick in die Kronenschultern über. Die distalen Kronenschultern sind glattrandig und klingenförmig flach. Der distale Schneiderand der Kronenspitze ist konvex nach außen gewölbt. Der mesiale Übergang von Kronenspitze zu Kronenschulter ist fließend ohne signifikante Trennung. Die mesialen Schneidekanten zeigen einen schwach sigmoidalen Verlauf, der Kronenapex ist dabei ein wenig Richtung Symphyse rückgebogen. Die Schneidekanten der Krone sind bei juvenilen und semiadulten Individuen stets glattrandig, ausgewachsene Exemplare können eine unregelmäßige sehr feine Serrulation auf der mesialen Schneidekante aufweisen. Unterkieferzähne zeigen eine grazilere und wesentlich stärker in Richtung Symphyse zurück gebogene Kronenspitze. Die mesiale Schneidekante beginnt basal konvex und schwingt apikal konkav um. Die lateralen Profile der Oberkieferzähne sind spitz keilförmig flach mit gerader Krone, konvexer Lingualseite und flacher Labialseite. Die medioternale Expansion tritt deutlich hervor. Unterkieferzähne sind im lateralen Profil ähnlich gezeichnet, deren Krone ist aber stärker krallenartig lingual gekrümmt und die Wurzel bzw. deren medioternale Expansion ist lingual deutlicher keulenartig aufgewölbt. Die Wurzeln sind flach und werden durch die zentrale Nährfurche in zwei relativ spitz auslaufenden Wurzelloben geteilt. Sexuelle morphologische Unterschiede bei den Zähnen existieren nicht oder sind nicht beschrieben.

Rhizoprionodon terranova (RICHARDSON, 1836)

Squalus (Carcharias) terrae novae RICHARDSON, 1836, Fauna Boreali Americana, 3:289.

Holotypus: Keine?



Typuslokalität: Neufundland.

Synonymie : Keine.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Scoliodon terraenovae* (RICHARDSON, 1836).

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Ge- schlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysen- zähne	gesamt
USNMNH 110908-13682/ unbekannt/adult	12	10	2	2	
USNMNH 110908b/unbe- kannt/adult	8	5		3	
FIMNH 1Flo/ männlich/adult	14	11	2	1	
FIMNH 5Flo/ weiblich/adult	11+11	10+10	4	4	
					120

R. terraenovae hat in Oberkiefer und Unterkiefer jeweils 12 Zähne pro Kieferast, plus einem Symphysenzahn im Oberkiefer. Die Zähne ähneln den beiden zuvor beschriebenen Spezies, die Kronenspitzen der Oberkieferzähne sind aber wesentlich graziler. Die Spezies zeigt in beiden Kiefern recht kleine und spitz spießförmige, distal geneigte Kronenspitzen. Die Kronen der Anterior- bzw. Symphysenzähne ragen steil auf, die Kronenspitzen der darauf folgenden Anterolateralzähne sind von 60-45°, Posteriorzähne etwa 20-10° distal geneigt. Die Kronenspitzen gehen distal rechtwinklig in die Kronenschultern über. Die distalen Kronenschultern sind glattrandig und flach konvex. Der distale Schneiderand der Kronenspitze ist ebenfalls konvex nach außen gewölbt. Der mesiale Übergang von Kronenspitze zu Kronenschulter ist fließend ohne signifikante Trennung. Die mesialen Schneidekanten zeigen einen schwach sigmoidalen Verlauf, der Kronenapex ist dabei ein wenig Richtung Symphyse rückgebogen. Die Schneidekanten der Krone sind bei juvenilen und semiadulten Individuen stets glattrandig, ausgewachsene Exemplare können eine unregelmäßige sehr feine Serrulation auf der mesialen Schneidekante aufweisen. Unterkieferzähne entsprechen in ihrer äußeren Form den Oberkieferzähnen. Die lateralen Profile der Oberkieferzähne sind spitz keilförmig mit gerader Krone. Die mediointerne Expansion tritt deutlich hervor. Unterkieferzähne sind im lateralen Profil ähnlich gezeichnet, deren Krone ist aber stärker krallenartig lingual gekrümmt. Die Wurzeln sind flach und werden durch die zentrale Nährfurche in zwei abgerundet auslau-



fenden Wurzelloben geteilt. Sexuelle morphologische Unterschiede bei den Zähnen existieren nicht oder sind nicht beschrieben.

Scoliodon MÜLLER & HENLE, 1837

Gattung: *Scoliodon* MÜLLER & HENLE, 1837, Ber. Akad. Wiss. Berlin, 114.

TypusSpezies : *Scoliodon laticaudus* MÜLLER & HENLE, 1838, nachträglich bestimmter Monotypus

Synonymie : Gattung *Physodon* VALENCIENNES, in BONAPARTE, 1838; auch Untergattung *Physodon* VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839.

Scoliodon laticaudus (MÜLLER & HENLE, 1838)

Scoliodon laticaudus MÜLLER & HENLE, 1838, Syst.Beschr.Plagiost., (1):27; nachbestimmt als *Carcharias (Scoliodon) laticaudus* MÜLLER & HENLE, 1839, Ibid, (2):28, pl.8.

Holotypus: ein einzelnes Individuum, Zoologisches Museum Berlin, ISZZ 7830, 420 mm (präpariertes Exemplar) mitgeteilt in MÜLLER & HENLE's erster Erwähnung der Spezies (Plagiostomen, (1):27, 1838), damit vermutlich Holotypus; weitere Exemplare in Alkohol im Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, gehören laut Beschreibung zur Spezies (Plagiostomen, (2):28, 1839). SPRINGER (1964) wählte eine dieser Pariser Spezies, MNHN 1123, 518 mm, adult, Weibchen, als Lectotypus.

Typuslokalität: „Aus Indien“.

Synonymie : *Carcharias (Physodon) MÜLLERI* VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839; *Carcharias (Scoliodon) macrorhynchus* BLEEKER, 1852; *Carcharias (Prionodon) palasorra* BLEEKER, 1853.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Physodon MÜLLERI* (VALENCIENNES, in MÜLLER & HENLE, 1839); *Scoliodon palasorra* (BLEEKER, 1853); *Carcharias sorrakowah* (Prionodon) *sorrakowa* BLEEKER, 1856, = *Rhizoprionodon acutus*).

In die Untersuchung eingeflossene Individuen:

Sammlg.Nr/Geschlecht/Alter	Oberkieferzähne	Unterkieferzähne	Symphysenzähne	Parasymphysenzähne	gesamt
USNMNH 110225/unbekannt/adult	13	9	1	2	
ISZZ 7830/unbekannt/subadult	13	13	2		
					52

Die Gesamtzahl an Zähnen pro Kieferast beträgt 12 bis 16 im Oberkiefer und 12 bis 17 im



Unterkiefer. Dazu kann jeweils ein Symphysenzahn pro Kiefer vorhanden sein. Die glattrandig, klingenartigen Zähne der monotypischen Gattung zeigen eine schwache dignathe Heterodontie. Sie weisen schlanke, geneigte Hauptspitzen auf und tragen distale Schneideblätter aber keine Nebenspitzen oder Serrulationen. Die mesialen Schneidekanten zeigen einen kräftig geschwungenen, sigmoidalen Verlauf, der Kronenapex ist dabei Richtung Symphyse zurück gebogen. Der mesiale Übergang von Kronenspitze zu Kronenschulter ist fließend ohne signifikante Trennung. Die distale Neigung der Kronenspitzen schwankt von 60-45° bei Zähnen anterolateraler Stellung und senkt sich bis auf etwa 10° bei posterioren Zähnen ab. Die Kronenspitzen gehen distal im spitzen Winkel in die Kronenschultern über. Die distalen Kronenschultern sind glattrandig und flach konvex. Der distale Schneiderand der Kronenspitze ist ebenfalls konvex nach außen gewölbt. Unterkieferzähne entsprechen in ihrer äußeren Form den Oberkieferzähnen. Die lateralen Profile der Oberkieferzähne sind spitz-keilförmig mit gerader Krone. Die mediointerne Expansion tritt deutlich hervor. Unterkieferzähne sind im lateralen Profil ähnlich gezeichnet, deren Krone ist aber stärker krallenartig lingual gekrümmt. Die Wurzeln sind flach und werden durch die zentrale Nährfurche asymmetrisch in zwei abgerundet auslaufende Wurzelloben geteilt. In der Regel ist der distale Wurzellobus kürzer als der mesiale. Sexuelle zahnmorphologische Unterschiede existieren nicht oder sind nicht beschrieben.

Für folgende Gattungen bzw. Spezies konnten keine Daten gewonnen werden. Entsprechende Belege sollten in zukünftigen Arbeiten der Datenbank hinzugefügt werden. Der Vollständigkeit halber soll hier eine kurze taxonomische Beschreibung folgen.

Glyphis AGASSIZ, 1843

Gattung: *Glyphis* AGASSIZ, 1843, Poiss.Foss., 3:243.

Typusspezies: *Carcharias (Prionodon) glyphis* MÜLLER & HENLE, 1839, bei absoluter Tautonomie.

Synonymie: Keine.

Glyphis gangeticus (MÜLLER & HENLE, 1839)

Carcharias (Prionodon) gangeticus MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Beschr. Plagiost., (2):39, pl. 13.

Syntypus: ein präpariertes adultes bis adoleszentes Männchen von etwa 1780 mm Länge, Zoologisches Museum, Humboldt Universität, Berlin, gegenwärtig nicht auffindbar; und ein in Alkohol konserviertes Exemplar im Museum National d'Histoire Naturelle, MNHN 1144, 564 mm Länge.

Typuslokalität: „Im Ganges, 60 Stunden oberhalb des Meers bei Houghly gefangen“.

Synonymie : ? *Carcharias murrayi* GÜNTHER, 1887.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus gangeticus* (MÜLLER & HENLE, 1839); *Eulamia gangetica* (MÜLLER & HENLE, 1839); *Platypodon gangeticus* MÜLLER & HENLE, 1839).

Die Oberkieferzähne der Spezies zeigen serrulierte, hohe und breit dreieckige Hauptspitzen. Anteriore Unterkieferzähne haben lange, hackenförmig vorstehende Hauptspitzen mit unserrulierten Schneiderändern, fast speerförmige Silhouette. Die Kronenschultern haben flache Nebenspitzen. Die ersten anterioren Zähne des Unterkiefers haben eine durchgehende Schneidekante entlang der gesamten Hauptspitze, so dass die Zähne krallenartig wirken.

Glyphis glyphis (MÜLLER & HENLE, 1839)

Carcharias (Prionodon) glyphis MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Beschr. Plagiost., (2):40, pl. 14.

Holotypus: etwa 1 m langes, präpariertes Individuum im Zoologisches Museum, Humboldt Universität, Berlin.

Typuslokalität: unbekannt.

Synonymie : Keine.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus glyphis* (MÜLLER & HENLE, 1839).

Die Oberkieferzähne haben hohe, breit dreieckige, serrulierte Hauptspitzen. Anteriore Unterkieferzähne haben lange hackenförmig vorstehende Hauptspitzen mit unserrulierten Schneiderändern die zu leicht ausladenden speerförmigen Spitzen auslaufen. Die ersten anterioren Zähne des Unterkiefers haben eine auf die Kronenspitze beschränkte Schneidekante, die ihnen ein speerähnlichen Aussehen verleiht. Nebenspitzen werden nicht gebildet.

Isogomphodon GILL, 1862

Gattung: *Isogomphodon* GILL, 1862, Ann. Lyceum Nat.Hist.N.Y., 7:401.

Typusspezies : *Carcharias (Prionodon) oxyrhynchus* MÜLLER & HENLE, 1839

Synonymie : Keine.

Isogomphodon oxyrhynchus (MÜLLER & HENLE, 1839)

Carcharias (Prionodon) oxyrhynchus MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Beschr. Plagiost. (2):41, pl. 15.

Syntypus: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden.

Typuslokalität: Surinam.



Synonymie : Keine.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus oxyrhynchus* (MÜLLER & HENLE, 1839)

Die Zähne der Art zeigen keine deutliche Unterscheidung in Ober- und Unterkieferzähne. Anteroposteriore Zähne haben mehr oder weniger spitz aufrechte, schmale Kronenspitzen, keine Nebenspitzen und proximale bzw. distale Klingen. Oberkieferzähne weisen etwas breitere und flachere, serrulierte Kronenspitzen auf. Unterkieferzähne zeigen geschwungene Kronenspitzen und glatte Kanten. Die Spezies besitzt mit 49 bis 60 Zähnen im Oberkiefer und 49 bis 56 Zähnen im Unterkiefer ungewöhnlich viele Zähne.

Lamiopsis GILL, 1862

Gattung: *Lamiopsis* GILL, 1862, Ann.Lyceum Nat. Hist. New York, 7:401.

Typusspezies : *Carcharias (Prionodon) temmincki*, MÜLLER & HENLE, 1839,

Synonymie : Keine.

Lamiopsis temmincki (MÜLLER & HENLE, 1839)

Carcharias (Prionodon) temmincki MÜLLER & HENLE, 1839, Syst. Besch. Plagiost., (2):48, pl. 18.

Syntypus: Berlin Zoologisches Museum, Zoological Society of London collection, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden and Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Typuslokalität: „Indien“, Pariser Exemplar von Pondicherry.

Synonymie : *Carcharias tephrodes* FOWLER, 1905; *Carcharhinus microphthalmus* CHU, 1960.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Carcharhinus temmincki* (MÜLLER & HENLE, 1839);

Eulamia temmincki (MÜLLER & HENLE, 1839).

Die Zähne von *Lamiopsis* sind deutlich in Ober- und Unterkieferzähne unterscheidbar. Anteroposteriore Oberkieferzähne zeigen aufrechte, breit dreieckige Kronenspitzen und keine Nebenspitzen, Serrulationen oder Klingen. Die Unterkieferzähne haben auch keine Serrulation, zeigen aber unterschiedlich geneigte bis aufrechte, lang gekrümmte Kronenspitzen.

Nasolamia COMPAGNO & GARRICK, 1983

Gattung: *Nasolamia* COMPAGNO & GARRICK, 1983, Occas. Pap. Victoria U., Wellington, (76):3.

Typusspezies : *Carcharhinus velox* GILBERT, in JORDAN & EVERMANN, 1898,

Synonymie : Keine.



Nasolamia velox (GILBERT, 1898)

Carcharhinus velox GILBERT, in JORDAN & EVERMANN, 1898, Bull. U.S.Nat.Mus., (47)3:2747.

Holotypus: Stanford University Natural History Museum, SU 11893, 1200 mm junges Weibchen. Typuslokalität: Pazifik, Panama.

Synonymie : Keine.

Zähne der Spezies *Nasolamia velox* sind klar in Ober- und Unterkieferzähne unterscheidbar. Alle Oberkieferzähne haben relativ breite, halbaufrechte bis geneigte Kronenspitzen mit distalen Schneidekanten und Serrulationen aber keine Nebenspitzen. Unterkieferzähne besitzen ebenso schlanke, schmale, halbaufrechte Kronenspitzen mit Schneidekanten und Serrulationen aber keine Nebenspitzen. Unterkieferzähne stehen bei geschlossenem Kiefer nicht prominent vor. Die Kiefer weisen 27 bis 30 Oberkieferzähne und 24 bis 28 Unterkieferzähne auf.

Negaprion WHITLEY, 1940

Gattung : *Negaprion* WHITLEY, 1940, Fish. Australia, (1):111.

Typusspezies: *Aprionodon acutidens queenslandicus* WHITLEY, 1939, Juniorsynonym von *Negaprion acutidens* (RÜPPELL, 1837).

Synonymie : Gattung *Mystidens*, WHITLEY, 1944; Gattung *Hemigaleops* SCHULTZ, in SCHULTZ et al., 1953.

Negaprion acutidens (RÜPPELL, 1837)

Carcharias acutidens RÜPPELL, 1837, Neue Wirbel. Faun. Abyssinien. Fische Rothen Meeres, (11):65, pl. 18, fig.3.

Lectotypus: Naturmuseum Senckenberg, SMF 2825, 680 mm präpariertes Exemplar, beschrieben von KLAUSEWITZ (1960:292).

Typuslokalität: Djedda, Saudi Arabien, Rotes Meer.

Synonymie : *Carcharias munzingeri* KOSSMANN & RAEUBER, 1877; *Carcharias forskaelii* HEMPRICH & EHRENBERG, 1899; *Eulamia odontaspis* FOWLER, 1908; *Aprionodon acutidens queenslandicus* WHITLEY, 1939; *Mystidens innominatus* WHITLEY, 1944; *Hemigaleops forsteri* SCHULTZ & WELANDER, in SCHULTZ et al., 1953; *Odontaspis madagascariensis* FOURMANOIR, 1961.

Negaprion acutidens zeigt eine ausgeprägte dignathe Heterodontie. Die Art weist große Oberkieferzähne mit schmalen glattrandigen Kronenspitzen auf. Serrulationen sind, wenn vorhanden, auf die Schneidekanten der Kronenschultern beschränkt. Nebenspitzen sind nicht vorhanden. Unterkieferzähne tragen ebenso keine Nebenspitzen, haben aber in der Regel auf-



rechte, relativ lange und leicht gekrümmte Kronenspitzen ohne Serrulation. Die Kronenspitzen der Unterkieferzähne stehen bei geschlossenem Kiefer nicht vor. Der Kiefer trägt jeweils 27 bis 33 Zähne in Oberkiefer und Unterkiefer.

Rhizoprionodon WHITLEY, 1929

Gattung: *Rhizoprionodon* WHITLEY, 1929, Aust. Zool., 5(4):354. vorgeschlagen als Namensersatz für *Rhizoprion* OGILBY, 1915.

Typuspezies: *Carcharias* (*Scoliodon*) *crenidens* KLUNZINGER, 1879, nach Originalbeschreibung; Juniorsynonym von *Carcharias acutus* RÜPPELL, 1837.

Synonymie : Gattung *Rhizoprion* OGILBY, 1915 (Juniorhomonym von *Rhizoprion* JOURDAN, 1861, in Mammalia); Gattung *Protozygaena* WHITLEY, 1940.

Rhizoprionodon oligolinx (SPRINGER, 1964)

Rhizoprionodon oligolinx SPRINGER, 1964, Proc. U.S. Natl. Mus., 115(34930): 621, figs 12-23, pl. 2C.

Holotypus: U.S. National Museum of Natural History, USNM 196799, 489 mm adultes Männchen, ursprünglich in George Vanderbilt Foundation Collection, GVF 2467.

Typuslokalität: Golf von Thailand, Tiefe von 0 to 10 m.

Synonymie : Keine.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Scoliodon palasorrah* (nicht *Carcharias* (*Prionodon*) *palasorrah* BLEEKER, 1853, Juniorsynonym von *Scoliodon laticaudus*).

Die Kronenschultern der Zähne von *Rhizoprionodon oligolinx* sind nicht gleichmäßig serruliert. Anterolateralzähne adulter Männchen haben grazilere, höhere und stärker gebogene Kronenspitzen als Weibchen oder juvenile Männchen. Die Gesamtzahl an Zähne pro Kiefer beträgt 23 bis 25 oben und 21 bis 24 unten.

Rhizoprionodon taylori (OGILBY, 1915)

Physodon taylori OGILBY, 1915, Mem. Queensland Mus., 3:117.

Holotypus: Queensland Museum, 112/738, 637 mm, offenbar verschollen.

Typuslokalität: Townsville, Norden von Queensland.

Synonymie : Keine.

Andere gegenwärtig gebräuchliche Namen: *Protozygaena taylori* (OGILBY, 1915).

Die Zähne der Spezies sind in Ober- und Unterkiefer gleichermaßen ausgeprägt und nicht



serruliert. Die Gesamtzahl an Zähne pro Kiefer beträgt 24 bis 25 oben und 21 bis 23 unten.

Triaenodon MÜLLER & HENLE, 1837

Gattung: *Triaenodon* MÜLLER & HENLE, 1837, Ber. Akad. Wiss. Berlin, 117.

Typusspezies : *Triaenodon obesus* MÜLLER & HENLE, 1837, nachträglicher Monotypus in BONAPARTE (1838:212); auch durch nachträgliche Beschreibung in GILL 1862:401).

Synonymie : Keine.

Triaenodon obesus (RÜPPELL, 1837)

Carcharias obesus RÜPPELL, 1837, Neue Wirbel. Faun. Abyssinien. Fische Rothen Meeres, (11):64, pl. 18, fig. 2.

Lectotypus: Naturmuseum Senckenberg, SMF 3149, 310 mm präpariertes Exemplar, beschrieben von KLAUSEWITZ (1960:291).

Typuslokalität: Djedda, Saudi Arabien, Rotes Meer.

Synonymie : *Triaenodon apicalis* WHITLEY, 1939.

Die schmalen und glattrandigen Zähne der monotypischen Spezies sind in Ober- und Unterkiefer gleichermaßen ausgeprägt. Sie haben halbaufrechte bis aufrechte, schmale Kronenspitzen und relativ hohe und kräftige distale Nebenspitzen aber keine Schneideblätter oder Serrulationen. Die Gesamtzahl an Zähnen pro Kiefer beträgt 42 bis 50 oben und 42 bis 48 unten.



2.2. Die fossilen Carcharinidae

Familie Carcharinidae JORDAN & EVERMANN 1896

Gattung *Abdounia* CAPPETTA 1980

Typus-Art: *Eugaleus beaugei* ARAMBOURG, 1935

Abdounia beaugei (ARAMBOURG, 1935)

1952 *Scyliorhinus beaugei* ARAMBOURG

1886 *Abdounia beaugei* NOLF, 124, Pl. 36 Fig.2-3

1992 *Abdounia beaugei* NOUBHANI & CAPPETTA, 1-18, Fig. 3

1996 *Abdounia beaugei* CASE et.al., 108-109, Pl.8 Fig.160-167, Pl.9 Fig. 168-175

2013 *Abdounia beaugei* LEDER, 17-18, Pl.5, Fig. 1-8, Abb. 8, Fig. 1

Material: 8 Zähne

Sammlungsbezeichnung: DL071 – DL078

Lokalität: 3x Ak-kaja, 3x Prolom, 2x Bachthisarai

Alter: Lutetium, NP 15, Barton/Übergang Priabon, NP 16/Übergang NP 17

Die Zähne dieser Art bleiben im allgemeinen mit maximal 7 mm Länge recht klein. Die aus labialer bzw. lingualer Sicht vertikal symmetrischen anterioren Zähne zeigen eine gerade, spitz dreieckig zulaufende Kronenhauptspitze mit geraden Schneiderändern. Die Kronenhauptspitze ist aus dieser Blickrichtung im Verhältnis etwa doppelt so lang wie breit. Die Labialfläche ist flach, während dessen die Lingualfläche konvex vorspringt. Die Kronenhauptspitze wird mesial und distal von jeweils einem Paar marginaler und proximaler Lateralspitzen flankiert, wobei die marginalen Lateralspitzen halb so groß sind wie die proximalen. Die proximalen Lateralspitzen stehen isoliert neben der Hauptspitze. Aus der Flanke der proximalen Lateralspitzen entspringen direkt die Marginalen. Die Zahnwurzel ist relativ breit, erreicht aber nie die Gesamthöhe der Zähne. Das Verhältnis Höhe zu Breite schwankt zwischen 4 : 3 und 3 : 2. Die Lingualseite ist von einer ausgeprägten mediointernen Expansion gekennzeichnet, in deren Zentrum eine vertikal bis zum Kronenansatz reichende Nährfurche mit Zentralforamen verläuft. Die mediointerne Expansion trennt die Wurzel in zwei Wurzelloben. Die auf der Lingualseite hoch vorgewölbte Wurzel geht auf der Labialseite fließend, ohne Überhang in die



weitaus tiefer gezogene Kronenbasis über. Der Kronenansatz liegt lingual etwa auf der Hälfte der Gesamthöhe des Zahnes, während dessen er labial bereits im ersten Fünftel beginnt. Die Anterolateralzähne zeigen aus labialer bzw. lingualer Sicht im Verhältnis zur Gesamthöhe eine Zunahme der Gesamtbreite. Das Verhältnis Höhe zu Breite beträgt in etwa 4:3 bis 1:1. Die in anteriorer Position noch recht spitzkegeligen Lateralspitzen werden zunehmend breiter. Auch die Hauptspitze der Krone wird breiter und labiolingual abgeflacht. Zusätzlich neigt sich die Hauptspitze in distaler Richtung. Die vertikale Symmetrie von Wurzel und Kronenbasis inklusive der Lateralspitzen verzerrt sich leicht in Richtung distalem Ende. Diese Entwicklung setzt sich mit zunehmender posterolateralen Kieferposition der Zähne fort. Leider sind die vorhandenen Exemplare im Wurzelbereich beschädigt. Die Rekonstruktion mit Hilfe von Literaturvergleichen (z.B. CASE et al. 1996) lassen auf ein Höhe/Breiteverhältnis von 3:4 schliessen. Posteriore Zähne zeigen stark distal geneigte Kronen. Der mesiale Schneiderand der Hauptspitze beschreibt einen weiten Bogen. Die Zähne sind basal-okklusal stark komprimiert. Nur noch distal ist eine im Sinne der Hauptspitze geneigte Lateralspitze vorhanden.

Abdounia claibornensis (WHITE, 1956)

*1956 *Galeorhinus recticonus* (WINKLER) *claibornensis* WHITE: 148, Textfig. 97, Taf. 11 Fig 11

1999 *Abdounia claibornensis* MÜLLER: 48, Abb. 17 Fig 11-12, Taf. 5 Fig. 10-12

Material: 3 sehr gut erhaltene Zähne

Sammlungsbezeichnung: S12(P38), S13(P67), S445(P66),

Lokalität: Virginia, Pamunkey River Section, Piney Point Formation

Aus der Kollektion Müller, der Geologisch-Paläontologischen Sammlung der Universität Leipzig, liegen 9 Zähne vor, von denen 3, aufgrund ihres sehr guten Erhaltungszustandes, für die morphometrische Analyse geeignet sind. Die Lateralzähne zeigen eine breit dreieckige Silhouette und sind nur wenig breiter als hoch. Die Zahnkrone weist eine eher kleine gedrungene Kronenspitze auf, die allmählich in die Kronenschultern übergeht. Die Übergang von Kronenspitze zu Kronenschulter wird mesial wie distal durch die Ausbildung einer Reihe von 3 bis 7 kräftigen Nebenzähnen markiert, die direkt der Kronenflanke entspringen. Die labiale Kronenfläche ist leicht konvex gewölbt und der Übergang zur Wurzel vollzieht sich erst im letzten Fünftel der Gesamthöhe des Zahnes. Die linguale Kronenfläche ist ebenfalls konvex gewölbt wird aber von der stark aufgeworfenen mediointernen Expansion der Wurzel dominiert. Hier vollzieht sich der Kronen-Wurzelübergang bereits spätestens auf halber Zahnhöhe. Die breite Wurzel wird durch die zentrale Nährfurchen in zwei Wurzelloben geteilt. Diese sind



bei Anterolateralzähnen gleichförmig und bei weiter posterior positionierten Zähnen zunehmend asymmetrisch, wobei der mesiale Ast stets länger als der distale ist.

Abdounia enniskilleni (WHITE, 1956)

aff. 1956 *Scyliorhinus enniskilleni* WHITE: 128, Abb. 1-19, Taf. 11 Fig. 1-9

?1956 *Hypoprion greyegertoni* WHITE: 137 (partim.) Abb. 55 (non Abb. 51-54, 56, Taf. 11 Fig. 7 = *Carcharhinus gilmorei*; non Abb. 48-49 = *Physogaleus* sp., non)

aff. 1981 *Scyliorhinus enniskilleni* CASE: 62, Taf. 1 Fig. 4-6

aff. 1990 *Scyliorhinus enniskilleni* KRUCKOW & THIES: 48.

1999 *Abdounia enniskilleni* MÜLLER: 47, Abb. 17 Fig. 8-10, Taf. 5 Fig. 7-9

Material: 3 sehr gut erhaltene Zähne

Sammlungsbezeichnung: S14(P66), S35(P67), S443(P66),

Lokalität: Virginia, Pamunkey River Section, Piney Point Formation

Alter: Mittleres Eozän

Der Geologisch-Paläontologischen Sammlung der Universität Leipzig liegen aus einem Gesamtnachweis von 12 Zähnen, 4 sehr gut erhaltene Zähne vor, die für die morphometrischen Analyse als geeignet erscheinen. *Abdounia enniskilleni* stellt die größten Vertreter der Gattung dar. Die Zähne zeigen allgemein hoch aufragende, dolchförmige Kronenspitzen, die distal und mesial von jeweils einem kräftigen Nebenzahn flankiert werden. Die Krone anteriorer Zähne ist aufrecht und gerade, deren Labialfläche ist leicht konvex gewölbt und glatt. Die Lingualfläche ist gerundet und weist vertikale Schmelzfalten auf.

Die Kieferbezahnung von *A. enniskilleni* zeigt eine dignathe Heterodontie. Oberkieferzähne anteriorer Stellung besitzen etwas größere, hoch aufrechte und massive Kronen. Auf den gut ausgebildeten Kronenschultern sitzt jeweils ein kräftiger distaler und mesialer Nebenzahn. Die linguale Seite zeigt eine ausgeprägte mediointerne Expansion. Aus lateraler Sicht neigt sich der Kronenapex leicht labial nach außen.

In zunehmend posteriorer Stellung werden die Zähne breiter und flacher, mit stärker in Richtung Kommissur gebogenen Kronenspitzen. Zusätzlich nimmt die Apexneigung des Kronenapex fortlaufend ab, bis die labiale Kronenfläche der Zähne inklusive Apex konvex nach außen gewölbt ist.

Gleichzeitig nimmt ebenso die Vorwölbung der mediointernen Expansion ab. Anteriore Unterkieferzähne haben relativ niedrige, breite und flache Wurzeln.



Die Kronen sind leicht lingual nach innen geschwungen, hoch aufrecht und schmäler als jene des Oberkiefers. Distal und mesial wird die Kronenspitze von jeweils einer schmalen Nebenspitze flankiert. In zunehmend posteriorer Stellung werden die stets aufrechten Zähne breiter und flacher mit deutlich dreieckiger Form.

Dabei nimmt die Neigung der Krone nach innen ab. Die Zähne entsprechen in den wesentlichen morphologischen Merkmalen jenen von *Abdounia lapierrei*. Lediglich durch die auf der Lingualfläche der Krone vertikal verlaufenden Schmelzfalten ist eine Unterscheidung der beiden Arten möglich.

Abdounia lapierrei (CAPETTA & NOLF, 1981)

1996 *Abdounia lapierrei* CASE et al.: 109, Pl. 9 Fig. 176-179

2013 *Abdounia lapierrei* LEDER: 18-19, Pl. 5 Fig. 14-15, Abb. 8. Fig. 2

Material: 4 Zähne

Sammlungsbezeichnung: DL079 – DL080, DL084-DL085

Lokalität: 3x Bachthisarai, 1x Akkaja

Alter: Bartonium Übergang/Priabonium, NP 16 Übergang/NP 17

Die anterioren Zähne dieser Spezies zeichnen sich durch eine schlanke, lang gezogene Kronenhauptspitze aus. Die Kronenhauptspitze ist aus lingualer bzw. Labialer Sicht etwa zweieinhalb fach so hoch wie breit und leicht distal geneigt. Sie besitzt die äußere Form einer Messerschneide. Die Schneideränder sind glatt, der distale konkav, der mesiale konvex gewölbt. Die Lingualfläche der Kronenhauptspitze ist konvex gewölbt, wohingegen die Labialfläche leicht abgeflacht ist. Direkt aus ihrer Flankenbasis entspringt jeweils eine mesiale bzw. distale, spitz kegelförmige Lateralspitze.

Auch die Lateralspitzen sind labial abgeflacht. Sie erreichen etwa ein Fünftel der Hauptspitzenhöhe. Die Wurzel ist im Verhältnis zur Gesamthöhe des Zahns relativ zierlich. Sie erreicht knapp zwei Drittel der Gesamthöhe.

Die Lingualseite ist von einer ausgeprägten medioternen Expansion gekennzeichnet, in deren Zentrum eine, vertikal bis zum Kronenansatz reichende, tief einschneidende Nährfurche verläuft. In dieser Nährfurche liegt das Zentralforamen, etwa auf Höhe der medioternen Expansion. Die medioterne Expansion trennt die Wurzel in zwei Wurzelloben. Die auf der Lingualseite hoch vorgewölbte Wurzel geht auf der flachen Labialseite fließend, ohne Überhang, in die weitaus tiefer gezogene Kronenbasis über.



Abdounia sp.

2013 *Abdounia* sp. LEDER: 19-20, Pl.5, Fig. 9-13

Material: 5 Zähne

Sammlungsbezeichnung: Akk. ob. Horiz. 189-190, DL081 – DL083

Lokalität: 2x Ak-kaja, 3x Bachthisarai

Alter: Lutetium NP15, Bartonium/Übergang Priabonium NP16/Übergang NP17,

An dieser Stelle sollen Exemplare beschrieben werden, die nicht eindeutig den vorangestellten Arten zugeordnet werden können bzw. sich in einigen Punkten klar von diesen unterscheiden. Die Gesamthöhe der Zähne beträgt maximal 7 mm. Diese Anterolateralzähne zeichnen sich durch nur jeweils eine distale und mesiale Lateralspitze aus. Außerdem wölbt sich bei diesen Exemplaren die Wurzel am jeweiligen distalen bzw. mesialen Ende stark empor. Damit erscheint die Basalfläche der Wurzel weitaus flacher als bei den zuvor beschriebenen Arten. Dies ist das entscheidende Unterscheidungsmerkmal. Zudem ist die Hauptspitze der Krone im Verhältnis zur Wurzel massiver und deren Labialfläche horizontal stärker konvex gerundet. Die Krone wirkt somit projektilartig.

Gattung: *Carcharhinus* BLAINVILLE, 1816 (Gattung *Squalus* LINNAEUS, 1758),

Typus-Art: *Carcharias melanopterus* QUOY & GAIMARD, 1824

Carcharhinus egertoni, AGASSIZ, 1843

*1843 *Corax egertoni* Agassiz: 228, Taf. 36 Fig. 6-7

1942 *Prionodon egertoni* LERICHE: 80, Abb. 6, Taf. 8 Fig. 1-22

1958 *Prionodon egertoni* Kruckow: 82

1958 *Prionodon egertoni* CASIER: 40, 71, Taf. 2 Fig. 3, Taf. 3 Fig 7

1990 *Carcharhinus egertoni* Kruckow & Thies: 52

1999 *Carcharhinus egertoni* Müller: 48, Taf. 6 Fig. 13-18

Material: 5 Zähne

Sammlungsbezeichnung: S239-242, S244 (P58), (CS 205-208, 210)

Lokalität: Pungo River Formation, North Carolina (Lee Creek Mine)

Aus der Kollektion Müller der GPS liegen 5 sehr gut erhaltene Zähne vor. Die Zähne von

Carcharhinus egertoni besitzen eine kräftige Kronenspitze und ebenso kräftige Wurzelloben. Der Umriss der Oberkieferzähne anteriorer Positionen entspricht grob einem gleichseitigen Dreieck. Die Kronenspitze ist leicht distal geneigt. Die Größe der einzelnen Wurzelloben entspricht proportional der Größe der Kronenspitze. Die breit dreieckige Hauptspitze ist jeweils mesial und distal mit deutlichem Knick von den Kronenschultern abgesetzt. Die Schneidekanten von Kronenspitze und Kronenschulter sind durchweg serruliert, wobei die Serrulation auf den Kronenschultern etwas kräftiger ist. Die mesiale Schneidekante der Kronenspitze ist konvex gebogen, distal hingegen gerade bis schwach konkav. Das laterale Profil der Zähne ist spitz keilförmig, mit mäßig aufgeworfener Wurzel, ohne besonders hervortretender medioterner Expansion. Die Wurzeln sind leicht bogig aufgewölbt. Mit zunehmend posteriorer Zahnstellung flacht diese Aufwölbung der Wurzel ab. Die zentrale Nährfurche trennt die Wurzel in zwei gleich geformte Wurzelloben. Der Kronen-Wurzelübergang vollzieht sich auf der lingualen Seite im zweiten Drittel der Zahnhöhe und auf der labialen Seite bereits im ersten Drittel.

Carcharhinus elongatus, LERICHE (1910)

*1910 *Sphyrna elongata* LERICHE: 300-301, Taf. 14, Fig. 26-30

v1983 *Carcharhinus elongatus* MÜLLER: 61, Taf. 17 Fig. 1-8

1999 *Carcharhinus elongatus* MÜLLER: 48, Taf. 6 Fig. 5-9

2001 *Carcharhinus elongatus* REINECKE et al.: 48, Taf. 50-53 (dort weitere Synonymie)

Material: 4 Zähne

Sammlungsbezeichnung: S232, S234, S235, S236 (P35); (CS 109-113)

Lokalität: Old Church Formation Virginia, Ashley Formation South Carolina

Aus der Kollektion Müller der GPS liegen 4 sehr gut erhaltene Zähne vor.

Die Oberkieferzähne haben eine halbaufrechte Silhouette, Die Größe der jeweiligen Wurzelloben und die Dimension der Kronenspitze haben in etwa die gleichen Proportionen. Die breit dreieckige Hauptspitze ist jeweils mesial und distal mit deutlichem Knick von den Kronenschultern abgesetzt. Die Kronenschultern sind kräftig serruliert. Die mesiale Schneidekante der Kronenspitze ist konvex gebogen, deren distales Gegenstück gerade bis schwach konkav. Das laterale Profil der Oberkieferzähne ist spitz keilförmig, mit mäßig aufgeworfener Wurzel, ohne besonders hervortretender medioterner Expansion. Die Wurzeln sind leicht bogig aufgewölbt. Die Wurzelloben werden spiegelsymmetrisch von der zentralen Nährfurche getrennt. Der Kronen-Wurzelübergang vollzieht sich auf der lingualen Seite im zweiten Drittel der Zahnhöhe und auf der labialen Seite bereits im



ersten Drittel. Die Zähne ähneln stark jenen von *Carcharhinus egertoni*, besitzen aber im Gegensatz zu diesen keine serrulierte Kronenspitze.

Carcharhinus gilmorei, LERICHE (1942)

*1942 *Sphyrna gilmorei* LERICHE: 47, Taf. 4 Fig. 1

?1956 *Hypoprion greyegertoni* WHITE: 137 (partim.), Abb. 51, 52, ?53, ?54, ?56, Taf. 11 Fig. 7 (non Abb. 48-49 = *Physogaleus tertius*, non Abb. 55 = *Abdounia enniskilleni*?).

1956 *Negaprion gibbesi gilmorei* WHITE: 142, Fig. 57-66

1981 *Negaprion eurybathrodon* CASE: 64, Taf. 6 Fig. 1-3

1990 *Carcharhinus gibbesi gilmorei* KRUCKOW & THIES: 55

1990 *Carcharhinus greyegertoni* KRUCKOW & THIES: 51 (sensu WHITE, 1956!)

1999 *Carcharhinus gilmorei* MÜLLER: 49, Taf. 7 Fig. 1

Material: 1 Zahn

Sammlungsbezeichnung: S245 (P67); (CS 117)

Lokalität: Piney Point Formation, Virginia (Pamunkey River Section)

Aus der Kollektion Müller der GPS liegt ein sehr gut erhaltener Zahn vor. Der Zahn hat eine kräftige, dreieckige Kronenspitze und im stumpfen Winkel abgesetzte Kronenschultern mit jeweils zwei Höckern. Jene Höcker erscheinen leicht serruliert, die Schneidekante der Kronenspitze ist hingegen glatt. Die linguale Kronenfläche ist konvex gewölbt, die labiale Seite hingegen gerade. Die zentrale Nährfurche ist weniger deutlich eingeschnitten als bei den anderen fossilen Vertretern der Gattung *Carcharhinus*. Die Wurzelloben gehen daher schlecht, im Bereich der eher flachen mediointernen Expansion, ineinander über. Die Basalfläche der Wurzel ist zudem relativ flach und kaum bogenförmig aufgeworfen.

Carcharhinus priscus, AGASSIZ (1843)

*1843 *Sphyrna prisca* AGASSIZ: 234, Taf. 26a Fig. 35-49

1927 *Sphyrna prisca* LERICHE: 85 Taf. 14 Fig. 18

?1942 *Sphyrna prisca* var. *eastmani* LERICHE: 85, Abb. 6, Taf. 7 Fig. 28-32

1958 *Sphyrna* cf. *prisca* KRUCKOW: 82

1970 *Carcharhinus priscus* CAPPETTA: 54, Taf. 13 Fig. 1-20, Taf. 14 Fig 1-20 (dort weitere Synonymie)

1971 *Carcharhinus priscus* SCHULTZ: 328, Taf. 4 Fig. 18

1979 *Carcharhinus priscus* CASE: 89, 99, Taf. 6 Fig. 6-7



1990 *Carcharhinus egertoni* KRUCKOW & THIES: 52

1990 *Carcharhinus priscus eastmani* KRUCKOW & THIES: 52

1999 *Carcharhinus priscus* MÜLLER: 49, Taf. 6 Fig. 10-12

Material: 1 Zahn

Sammlungsbezeichnung: S238 (P1), (CS 115)

Lokalität: Choptank Formation (Boston Cliff Member), Maryland (Calvert Cliff Section)

Der GPS der Universität Leipzig liegen 3 Zähne vor, von denen einer sehr gut erhalten ist. Die Zähne weisen eine wesentlich schlankere Kronenspitze auf als jene von *C. egertoni* oder *C. elongatus* und auch die Wurzeln sind deutlich filigraner. Die Kronenschultern sind mesial wie distal im Winkel von 95-120° von der Kronenspitze abgesetzt und tragen eine sehr grobe Serrulation. Die Kronenspitze ist nicht serruliert. Die gleichförmigen Wurzelloben stehen im flachen Winkel zu einander und werden von der tief eingeschnittenen zentralen Nährfurche getrennt. Die Wurzel ist im Bereich der flachen mediointernen Expansion leicht bogenförmig aufgeworfen. Der Übergang von Krone zu Wurzel befindet sich auf der lingualen Kronenfläche auf etwa halber Zahnhöhe, auf der Labialseite auf etwa dem ersten Drittel der Gesamthöhe des Zahnes. Lingual entspricht der Übergang dem bogigen Verlauf der Wurzelaufwölbung. Auf der labialen Seite ist er wesentlich flacher bis fast gerade.

Gattung *Galeocerdo* MÜLLER & HENLE, 1838

Typus-Art: *Squalus cuvier* PERON & LESUEUR, 1822

Galeocerdo cuvier (PERON & LESUEUR, 1822)

**Squalus cuvier* LESUEUR: 193, Taf. 25, Fig. 71-74

1999 *Galeocerdo cuvier* Müller: 51 Taf. 11 Fig. 5-8 (dort weitere Synonymie)

Material: 4 Zähne

Sammlungsbezeichnung: S309-311 (P57a), S 312 (P20)

Lokalität: Yorktown Formation (Rushmere Member), North Carolina (Lee Creek Mine);

Yorktown Formation (Sunken Meadow Member), Virginia (Piankatank River, Martiau)



Beschreibung: siehe rezentes Pendent Abschnitt 2.1.

Galeocerdo aduncus (AGASSIZ, 1843)

*1843 *Galeocerdo aduncus* AGASSIZ: 231, 304, Taf. 26 Fig. 24-28

1938 *Galeocerdo aduncus* LERICHE: 33, 34

1942 *Galeocerdo aduncus* LERICHE: 87, Taf. 7 Fig. 33-42

1970 *Galeocerdo aduncus* CAPPETTA: 50, Taf. 12 Fig. 1-21

1971 *Galeocerdo aduncus* SCHULTZ: 326, Taf. 1 Fig. 10

1977 ?*Galeocerdo aduncus* SCHULTZ: 204, Taf. 2 Fig. 7.

1978 *Galeocerdo aduncus* BRZOBOHATY & SCHULTZ: 442, Taf. 1 Fig. 10

1980 *Galeocerdo aduncus* CASE: 86, 99, Taf. 5 Fig. 6-7

1987 *Galeocerdo aduncus* CAPPETTA: 123, Abb. 105 A.

1988 *Galeocerdo aduncus* NOLF: 160, Taf. 52 Fig. 8-10.

1990 *Galeocerdo aduncus* KRUCKOW & THIES: 54

1995 *Galeocerdo aduncus* HIDEN: 66, Taf. 4 Fig. 4

1999 *Galeocerdo aduncus* MÜLLER: 50, Taf. 10 Fig. 1-8

2001 *Galeocerdo aduncus* REINECKE et al.: Taf. 45 Fig. a-f (dort weitere Synonymie)

2009 *Galeocerdo aduncus* CICIMURRI et al.: Fig. 5 E, F

Material: 5 Zähne

Sammlungsbezeichnung: S291-295 (P35), (CS 145-150)

Lokalität: Old Church Formation, Maryland (Bottoms Bridge)

Die anterioren Zähne von *Galeocerdo aduncus* sind aus labialer Sicht relativ hoch und zeigen einen grob dreieckigen Umriss. Sie sind labiolingual abgeflacht und besitzen lateral betrachtet eine flache Keilform. Die Anterolateralzähne sind etwa genauso hoch wie breit. Sie erreichen etwa 1 cm Höhe. Lateralzähne sind doppelt, Posteriorzähne bis zweieinhalb mal so breit wie hoch. Die Hauptspitze ist mesial bei Anterolateralzähnen mit einem kleinen Knick in der Schneidekante abgesetzt. In zunehmend posteriorer Position geht die Kronenspitze fließend in die mesiale Kronenschulter über. Der mesiale Schneiderand der Kronenspitze verläuft bei Anteriorzähnen des Unterkiefers sigmoidal, so dass das letzte Drittel der Schneidekante konkav zum Apex eingesenkt ist. Bei Unterkieferzähnen verläuft die Schneidekante in einem flachen konvexen Bogen. Die Kronenspitze ist mesial und distal nur schwach serruliert. Die Kronenschultern hingegen zeigen eine wesentlich stärkere Zählung. Die im markanten





Knick von der Kronenspitze abgesetzte distale Kronenschulter trägt bis zu 7 Nebenzähne. Der größte Nebenzahn markiert den Übergang von Kronenspitze zu Kronenschulter, alle weiteren Nebenzähne nehmen an Größe, hin zum Ende der Kronenschulter, kontinuierlich ab. Bei posterioren Zähnen ist die Serrulation auf der mesialen Seite reduziert. Eine Serrulation zweiter Ordnung ist bei anterolateralen Zähnen schwach entwickelt. Die Kronenspitze ist labiolingual abgeflacht, etwas höher als breit und besitzt einen dreieckigen Umriss. Sie ist in distaler Richtung geneigt. Der Grad der Neigung steigt mit zunehmend posteriorer Kieferpositionierung an. Die Wurzel anterolateraler Zähne ist im Bereich der zentralen Nährfurchestark aufgewölbt, so dass die beiden Wurzelloben im rechten Winkel zueinander stehen. Mit zunehmend posteriorer Stellung flacht sich diese Aufwölbung allmählich ab. Der Übergang von Kronenbasis zu Wurzel liegt auf der Lingualseite von der Wurzelbasis aus etwa auf zwei Drittel der Höhe des Gesamtzahnnes. Die mediointernen Expansion mit zentrale Nährfurche und Zentralforamen ist flach aufgewölbt und die Fläche der Kronenspitze konvex. Die Labialseite ist hingegen flach. Der Übergang von Wurzel zu Kronenbasis setzt auf der labialen Seite sehr viel tiefer an, etwa bereits nach einem Fünftel bei anteriorer und einem Drittel bei posteriorer Zahnstellung.

Galeocerdo casei (MÜLLER, 1999)

1999 *Galeocerdo casei* MÜLLER: Taf. 11 Fig. 1-4

Material: 3 Zähne

Sammlungsbezeichnung: S216, 217 (P49), S219 (P37) (CS 156-158)

Lokalität: Belgrade Formation, North Carolina (Haywood Landing Member,) Basis Eastover Formation, Virginia (Bottoms Bridge)

Die Zähne von *Galeocerdo casei* sind relativ groß und aus labio-ligualer Perspektive keilförmig flach. Die Oberkieferbezahnung ist durch sehr kurze, niedrig und breite Kronenspitzen gekennzeichnet, die weit in distaler Richtung gebogen sind. Deren mesialer Schneiderand ist deutlich konvex aufgewölbt. Im Vergleich zur rezenten Art *G. cuvier* sind die Wurzelloben lateral weniger eckig. Die Unterkieferzähne besitzen eine kurze, relativ breite Kronenspitze mit einem sigmoidal geschwungenem Schneiderand. Der Übergang von Kronenspitze zur Kronenschulter wird durch einen markanten Knick gebildet. Der distale Schneiderand fällt steil von der Kronenspitze ab und geht im stumpfen Winkel in die distale Kronenschulter über. Die Wurzel, im Bereich der mäßig aufgeworfenen mediointernen Expansion, ist stark zum Apex aufgewölbt, so dass die durch die zentrale Nährfurche symmetrisch geteilten Wur-





zelloben bei Anteriorzähnen im nahezu rechten Winkel zueinander stehen. Bei zunehmend posteriorer Position wird der Winkel der Wurzelloben zueinander flacher. Die Wurzelloben sind zu deren distalem bzw. mesialem Ende flach aufgebogen. Besonders markant erscheint die mesial wie distal flach konkav verlaufende Schneidekante der Kronenschultern.

Galeocerdo latidens (AGASSIZ, 1843)

1843 *Galeus latidens* AGASSIZ: 231, Taf. 26 Fig. 22-23

1942 *Galeocerdo alabamensis*, LERICHE, 48, Pl.4 Fig.2

1952 *Galeocerdo latidens* ARAMBOURG, 149, Pl.24 Fig. 21-28

1986 *Galeocerdo latidens* NOLF, 126, Pl.37 Fig.4-7

1990 *Galeocerdo latidens* CASE & CAPPETTA, 13-14, Pl.5 Fig. 96-99

1990 *Galeocerdo alabamensis* KRUCKOW&THIES, 54

1996 *Galeocerdo latidens* CASE et al., 109-110, Pl.8 Fig. 152-159

1999 *Galeocerdo latidens* MÜLLER, 51, Pl.10 Fig.17-18

2004 *Galeocerdo latidens* RANA et.al., 1729, Pl. Fig. 21-26

2013 *Galeocerdo latidens* LEDER, 20-21, Pl. 6 Fig. 1-12, Abb. 8, Fig. 5

Material: 53 Zähne

Sammlungsbezeichnung: DL086 – DL097, CS21– CS60, S308(P38), S307(P30)

Lokalität: 7x Ak-kaja, 40x Prolom, 3x Kujulus, 2x Virginia

Alter: NP 16 USA; NP15/NP16/NP17 Krim/Kasachstan

Die Zähne dieser Spezies sind aus labialer Sicht relativ breit, zeigen einen grob dreieckigen Umriss und sind labiolingual abgeflacht. Sie besitzen lateral betrachtet eine flache Keilform. Die Anterolateralzähne sind etwa ein Drittel breiter als hoch. Sie erreichen maximal 1 cm Höhe. Lateralzähne sind doppelt so breit wie hoch, erreichen maximal 7-8 mm Höhe. Posterolateralzähne zeigen bereits ein Verhältnis, der Breite zur Höhe, von 3 zu 1 und sind 5-6 mm hoch. Die Hauptspitze ist mesial kaum abgesetzt. Der mesiale Schneiderand der Krone zieht in einem flachen konvexen Bogen vom Wurzelansatz zur Kronenspitze und zeigt in der ersten Hälfte eine deutliche Serrulation. Sie beginnt bei Anterolateralzähnen im basalen Teil schwach, wird im medialen Teil kräftiger und läuft abrupt, nach einem kräftigen Zahn, zum apikalen Teil hin langsam aus. Bei Lateral- bzw. Posterolateralzähnen ist die Serrulation weitaus kräftiger ausgebildet. Auch dort beginnt sie schwach und wird immer massiver, endet jedoch abrupt nach der größten Lateralspitze. Nach der kräftigsten Lateralspitze beginnt in der Regel auch



die Hauptspitze. Bei posterioren Zähnen ist die Serrulation auf der mesialen Seite reduziert oder fehlend. Eine Serrulation zweiter Ordnung ist allgemein nicht sicher festzustellen, jedoch scheint sie sich bei einigen, vor allem anterolateralen Zähnen, bereits langsam zu entwickeln. Bei Unterkieferzähnen erfolgt im letzten Viertel, also im Bereich der Hauptspitze, ein konkaver Linienumschwung des Schneiderandes, während bei Oberkieferzähnen der konvexe Verlauf bestehen bleibt. Die Hauptspitze ist labiolingual abgeflacht, etwas höher als breit und besitzt einen dreieckigen Umriss. Sie ist in distaler Richtung geneigt. Der Grad der Neigung steigt mit zunehmend posteriorer Kieferpositionierung an. Bei Oberkieferzähnen ist die Hauptspitze bilateral symmetrisch. Die Schneideränder der Hauptspitze sind praktisch serrulationsfrei. Die Hauptspitze geht distal mit einem scharfen Knick in den distalen Schenkel über. Der vom distalem Schneiderand der Hauptspitze und distalem Schenkel eingeschlossene Winkel ist bei anterioren Zähnen noch stumpf (120° - 100°) und wird, bei fortlaufend posteriorer Zahnposition, zunehmend spitzer (bis 30°). Die Serrulation beginnt im basalen Teil recht zaghaft und entwickelt sich zu kräftigen Lateralzähnen kurz vor der Hauptspitze. Bei Lateral- bzw. Posterolateralzähnen ist die Serrulation auf distaler und mesialer Seite in ihrer Stärke gleichwertig. Die Wurzel ist mesial und distal stark aufgewölbt und umschließt förmlich die Krone. Lingual ist die Wurzel weit nach innen zur Krone hoch gedreht und bildet einen, zentral am stärksten ausgeprägten, über die gesamte Breite verlaufenden Vorsprung. Zentral liegt somit der Übergang von Kronenbasis zu Wurzel etwa auf halber Höhe des Gesamtzahnes. Innerhalb dieser sehr schwachen medioternen Expansion verläuft die labiolingual ausgerichtete zentrale Nährfurche, die das zentrale Foramen enthält. Diese trennt die Wurzel in zwei Wurzelloben, deren Schenkel einen stumpfen Winkel einschließen. Die basale Fläche der Wurzel erscheint somit sinus- bzw. wellenförmig. Der Übergang von Wurzel zu Kronenbasis setzt auf der labialen Seite sehr viel tiefer an, etwa bereits nach einem Fünftel bei anteriorer und einem Drittel bei posteriorer Zahnstellung. Eine flache Furche markiert diesen Bereich. Labial sind, vornehmlich bei Anterolateralzähnen, an der Kronenbasis Schmelzfalten entwickelt.

Gattung *Negaprion* WHITLEY, 1940

Typusart: *Carcharias acutidens* RUEPPEL, 1837

Negaprion eurybathrodon (BLAKE, 1862)

*1862 *Lamna eurybathrodon* BLAKE: 316

1970 *Negaprion kraussi* CAPPETTA: 52, Taf. 15 Fig. 1-17 (dort weitere Synonymie)

1979 *Negaprion eurybathrodon* LONGBOTTOM: 61, Fig. 4-5



1990 *Negaprion eurybathrodon* KRUCKOW & THIES: 56

1999 *Negaprion eurybathrodon* MÜLLER: 51, Taf. 7 Fig. 2-4

Material: 14 Zähne P49

Sammlungsbezeichnung: S246-249 P49

Lokalität: Belgrade Formation, (Haywood Landing Member), North Carolina (Silverdale)

Alter: Miozän (Aquitanium), NN1

Die Art weist Zähne mit breiten spieß- bis dornenförmigen und glattrandigen Kronenspitzen auf. Serrulationen sind, wenn vorhanden, auf die Schneidekanten der mesial wie distal sehr deutlich abgesetzten Kronenschultern beschränkt. Die Schneidekanten sind mesial gerade bis schwach konvex und distal schwach konkav gekrümmt. Nebenspitzen sind nicht vorhanden. Die lateralen Profile der Zähne sind keilförmig bis flach spießförmig mit deutlich erweiterter mediointerner Expansion. Die Wurzeln von *N. eurybathrodon* sind stets sehr kräftig und auf Höhe der zentralen Nährfurche bei Anteriorzähnen nur gering aufgewölbt oder bei posterioren Zahnpositionen flach. Die durch die zentrale Nährfurche geteilten Wurzelloben sind bei Lateral und Posteriorzähnen asymmetrisch, der distale in der Regel kürzer als der mesiale.

Gattung *Physodon* MÜLLER & HENLE, 1839

Typus-Art: *Physodon (Physogaleus) contortus* WINKLER, 1874

Physodon contortus (WINKLER, 1874 B)

1990 *Galeocerdo contortus* CASE: 87,99, Pl.5 Fig.8

1990 *Galeocerdo contortus* KRUCKOW & THIES: 55

1999 *Galeocerdo contortus* MÜLLER: 51, Pl.10 Fig.9-16

2001 *Physogaleus aduncus* comb.nov. WARD & BONAVIDA: 138

2001 *Galeocerdo contortus* PURDY et.al.: 146-147, Fig.50

2007 *Galeocerdo contortus* Kocsis: 38, Fig. 6, 15-17

2013 *Physodon contortus* com. nov. LEDER: 21-23, Pl.7, Fig. 1-21, Abb.8/6-8

Material: 88 Zähne

Sammlungsbezeichnung: DL098 – DL118, S2229, 2300, 2302(P35) Cs 151, 152, 154

Lokalität: x Ak-kaja, x Prolom, x Kujulus, Pungo River Formation, North Carolina (Lee Creek Mine), 3 x Old Church Formation, Virginia (Bottoms Bridge)



Alter: NP 24/25 USA; NP15/NP16/NP17 Krim/Kasachstan

Die Zähne von *Physodon* sind recht groß, wirken von ihren Proportionen her aber trotzdem recht grazil. Die Symphysenzähne sind aus lingualer Sicht vertikal fast bilateral symmetrisch. Das Verhältnis Höhe zu Breite beträgt etwa 3 zu 2. Die Hauptspitze der Krone hat labial die Form einer Speerspitze und knickt distal und mesial im stumpfen Winkel in die Kronenschultern ab. Die Schneideränder der Hauptspitze zeigen keine Serrulation. Die labiale Kronenbasis setzt zentral sehr tief an und ist zu den Schultern aufgebogen. Die Schultern tragen jeweils zwei angedeutete Lateralspitzen. Die labiale Kronenfläche ist aus lateraler Sicht konvex nach außen gewölbt und bildet einen leichten Überhang zur Wurzel. Die linguale Kronenbasis zieht sich lateral entlang der weit hervortretenden mediointernen Expansion der Wurzel herunter. Innerhalb der mediointernen Expansion verläuft die zentrale Nährfurche streng labiolingual ausgerichtet. Sie trennt die Wurzel in zwei lateral abgerundete Wurzelloben. Linguobasal haben diese einen verzerrt herzförmigen Umriss. Lateral betrachtet fällt die extreme mediointerne Expansion besonders auf. Bei Parasymphysenzähnen verschiebt sich mit der Neigung der Krone auch die restliche gesamte Morphologie in posteriorer Richtung. Das Größenverhältnis von Krone zu Wurzel bleibt aber bestehen. Die anfangs lateral betrachtete, konvex gewölbte labiale Kronenfläche, schwingt zum Apex konkav um. Lateralspitzenansätze sind nicht mehr vorhanden. Besonders auffällig und demnach namens gebend für diese Spezies, ist die apikale Torsion des mesialen Schneiderandes. Die nach labial verdrehte Hauptspitze der Krone, ist charakteristisch für Zähne aller auf die Symphyse folgenden Kieferpositionen. Allgemein sind die Hauptspitzen der Oberkieferzähne in der Regel massiver als die der Unterkieferzähne. Anterolateralzähne besitzen eine schlanke Hauptspitze. Das Verhältnis Höhe zu Breite beträgt etwa 1 : 1. Bei Unterkieferzähnen beschreibt der mesiale Schneiderand eine doppel-S-förmige Linie. Diese beginnt am basalen Ende konvex und endet am apikalen Ende konkav. Bei Oberkieferzähnen fehlt der konkave Aufschwung des Apex, die Spitze neigt sich meist strikt in distaler Richtung. Bei Ober- wie Unterkieferzähnen ist die untere Hälfte des Schneiderandes mit einer feinen Serrulation versehen. Die Hauptspitze verläuft distal in Richtung Zahnzentrum abwärts und knickt im rechten Winkel in die distale Kronenschulter ab. Deren Schneiderand trägt meist eine prominente Serrulation, bei einigen Zähnen bleibt deren Schneiderand jedoch glatt. Der distale Schneiderand der Hauptspitze ist nicht serruliert. Die Krone geht mesial und distal entweder direkt oder mit einem leichten Knick in die Wurzel über. Die Wurzel ist lingual stark aufgewölbt. Dieser Wurzelsprung zeigt sein Maximum in der sehr stark ausgeprägten mediointernen Expansion inklusive zentraler Nährfurche. Innerhalb der Nährfurche liegt das Zentralforamen. Auf der Labialseite weist die



Wurzel entlang des Übergangs zur Kronenbasis mehrere laterointerne Foramina auf. Durch die Aufwölbung der Wurzel verbleibt die zentrale Nährfurche auf der Lingualseite. Die durch sie getrennten Wurzelloben sind bei Oberkieferzähnen lateral in Richtung Apex hoch gebogen und wesentlich breiter, als die bei Unterkieferzähnen lateral eher keulig ausgeprägten Enden. Bei zunehmender lateraler bzw. posteriorer Kieferpositionierung wird die Wurzel der Zähne aus linguale Sicht wesentlich breiter. Die Hauptspitze der Krone neigt sich weiter in distaler Richtung und die Wurzelloben verlängern sich. Die Tendenz zu der breiteren, lateral aufgewölbten Wurzel bei den Unterkieferzähnen und der stärker mesiodistal komprimierten, lateral stumpf endenden Wurzel der Oberkieferzähne, bleibt bestehen. Bei posterioren Zähnen ist die Kronenhauptspitze soweit geneigt und komprimiert, dass der schlanke Charakter verloren geht. Das Verhältnis von Höhe zu Breite beträgt nunmehr 1 : 2.

Gattung *Physogaleus* CAPPETTA, 1980

Typus-Art : *Trigonodus secundus* WINKLER, 1874

Physogaleus latecuspidatus (MÜLLER, 1999)

1999 *Physogaleus latecuspidatus* MÜLLER: 52, Taf. 5 Fig.15-16; Abb. 18/1-4

Material: 2 Zähne

Sammlungsbezeichnung abgebildeter Zähne: S6, S8 P27

Lokalität: Piney Point Formation, Virginia (Pamunkey River Section)

Alter: NP 16

Die Zähne von *Physogaleus latecuspidatus* sind relativ klein aber robust gebaut. Sie besitzen einen schief dreieckigen Umriss und eine sehr markante, spießförmige und hoch-aufgerichtete Kronenspitze, die distal gut gegen die Kronenschulter abgesetzt ist. Mesial ist der Übergang in die Kronenschulter fließend aber durch eine robuste Serrulation auf der Kronenschulter gekennzeichnet. Der distale Schneiderand trägt 2 bis 3 sehr kräftige Nebenzähne. Die Zähne sind labiolingual nur schwach abgeflacht und die mediointerne Expansion ist deutlich weniger markant aufgeworfen als bei den anderen Vertretern der Gattung *Physogaleus*. Die Wurzel wird durch eine tief eingeschnittene Zentralfurche in zwei gleichförmige Wurzelloben geteilt. Deren Basalfläche ist relativ eben bis leicht aufgeworfen. Der Kronen-Wurzelübergang vollzieht sich auf der Lingualfläche etwa auf halber Zahnhöhe, auf der Labialfläche bereits nach etwa einem Drittel der Zahnhöhe.



Physogaleus latus (STORMS, 1894)

1994 *Physodon latus* STORMS: 78, Taf. 6 Fig. 17

1910 *Galeorhinus affinis* LERICHE: 297, Taf. 19 Fig. 31-35

1980 *Galeorhinus affinis* CASE: 91, Pl. 7 Fig. 3

1980 *Galeorhinus latus* CASE: 91, Pl. 7 Fig. 4-5

1990 *Galeorhinus latus* KRUCKOW & THIES: 49

1999 *Physogaleus latus* MÜLLER: 52, Taf. 6 Fig. 1-4

2001 *Physogaleus latus* REINECKE et. al.: 30, Taf. 40-49 & 23 Fig. c (dort weitere Synonymie)

Material: 4 x USA; 5 x Südraum Leipzig

Sammlungsbezeichnung analysierter Zähne: USA S228-231 P35; Südraum Leipzig CO573-574, ES936-1, ES936-2, ES936-4, ES936-5

Lokalität: Old Church Formation, Virginia (Bottoms Bridge), Tagebau Cospuden bei Leipzig
Rupelton, Tagebau Espenhain bei Leipzig Phosphoritknollenhorizont

Alter: USA NP 24/25; Südraum Leipzig NP 21/22

Die recht kleinen und stets geneigten Zähne von *Physogaleus latus* haben spießförmige Kronenspitzen. Bei Oberkieferzähnen zeigt die mesiale Schneidekante einen sigmoidalen Verlauf. Der Übergang von Kronenspitze in Kronenschulter ist fließend, wird aber durch die auf die Kronenschulter beschränkte, sehr kräftige Serrulation markiert. Anterior- bzw. Symphysenzähne besitzen senkrecht aufragende Kronen. Die Kronenspitzen der darauf folgenden Zähne neigen sich zunehmend in posteriorer Richtung. Distal gehen die Kronenspitzen bei anterioren Zähnen im stumpfen Winkel, bei Lateralzähnen im rechten Winkel und bei Posteriorzähnen im spitzen Winkel in die Kronenschultern über. Die Schneidekanten der Krone sind glatt. Die distalen Kronenschultern sind mit einer sehr kräftigen Serrulation oder 4 bis 7 Nebenzähnen versehen. Eine dignathe Heterodontie ist wohl deutlich ausgeprägt. Unterkieferzähne besitzen eine konkav eingefallene mesiale Schneidekante. Auch hier ist der Kronenspitzen-Kronenschulterübergang fließend. Die Kronenschultern können glatt oder grob serruliert sein. Die Kronenspitze ist stets glattrandig. Der distale Übergang von Kronenspitze in Kronenschulter entspricht jenem der Oberkieferbezahnung. Auch trägt die distale Kronenschulter eine sehr kräftige Serrulation oder 4 bis 7 Nebenzähne. Die lateralen Profile der Oberkieferzähne haben eine konvexe Lingualseite und eine gerade Labialseite. Die mediointerne Expansion tritt deutlich hervor. Unterkieferzähne zeigen ein ähnliches Profil, deren Krone ist aber etwas stärker lingual gekrümmt. Die Wurzeln sind flach und werden durch die zentrale Nährfurche in zwei gleich gestaltete Wurzelloben geteilt. Mit zunehmend posteriorer Stellung werden die Zähne



in Ober- und Unterkiefer, proportional zur Zahnhöhe, kontinuierlich breiter. Die Kronenspitze versinkt dabei, bei zunehmender Neigung, mehr und mehr in der Wurzel.

Physogaleus tertius (WINKLER, 1874 B)

1952 *Physodon tertius* ARAMBOURG: 159, Taf. 26 Fig. 1-30

1986 *Physogaleus tertius* NOLF: 128, Taf. 38 Fig. 12-17

1990 *Physogaleus tertius* CASE: 15, Taf. 5 Fig. 88-91; Taf. 7 Fig. 149-150

1990 *Galeorhinus huberensis* KRUCKOW & THIES: 49

1996 *Physogaleus* sp. CASE et al.: 110, Taf. 7 Fig. 128-143

1999 *Physogaleus tertius* MÜLLER: 53, Taf. 5 Fig. 13-14, Abb. 17/6

2013 *Physogaleus tertius* LEDER: 24-25, Taf. 8,9, Fig 1-27/1-15, Abb. 8 Fig. 9,10,11

Material: 148 Zähne

Sammlungsbezeichnung untersuchter Zähne: DL119-DL145; DL147 - DL161, S16 P25, S446 P25, S447 P25

Lokalität: 12 x Ak-kaja, 109 x Prolom, 9 x Bachthisarai, 10 x Kujulus, 8 x Piney Point Formation Virginia (Pamunkey River Section)

Alter: Krim-Kasachstan NP15, NP16/NP17, USA NP 16

Aus allen untersuchten Lokationen liegen sehr gut erhaltene Zähne aller Kieferpositionen vor. Die maximale Gesamthöhe beträgt ca. 8 mm, bei senilen Exemplaren bis zu 1 cm. Die Art ist durch einen ausgeprägten Sexualdimorphismus der Zähne gekennzeichnet. Insbesondere die den männlichen Individuen zugeordneten anterioren Zähne des Unterkiefers differieren stark von den weiblichen Exemplaren vergleichbarer Positionen. Sie erscheinen mesiodistal stärker komprimiert und weitaus schlanker. Die Kronenmorphologie erinnert an vergleichbare Zähne von *P. contortus*, zeigen jedoch nicht deren charakteristischen, aus lateraler Sicht sigmoidalen Verlauf des Schneiderandes und sind des weiteren kompakter gebaut. Die Symphysenzähne zeigen allgemein eine vergleichbare Morphologie wie die Symphysenzähne von *P. contortus*, mit dem Unterschied, dass bei *Physogaleus tertius* auf jeder Kronenschulter jeweils zwei bis drei recht gut konturierte, nach basal abgestufte Lateralspitzen, aufsitzen. Jene Zähne erreichen bis zu 6 mm Höhe. Auch die, im Sinne der distalen Neigung von Krone und entsprechender Verschiebung im Wurzelbereich nach posterior, zunehmende Asymmetrie der Parasymphysenzähne, ist mit der bei *P. contortus* beschriebenen Morphologie vergleichbar. Anterolateralzähne und Lateralzähne besitzen eine kräftige, distal geneigte Kronenhauptspitze. Der mesiale Schneiderand ist aus lingualer Sicht entweder gerade oder sigmoidal geschwungen und glatt.



Er bildet also keine mesiale Kronenschulter oder knickt auf medialer Höhe ab und trennt somit die mesiale Kronenschulter von der Hauptspitze. In diesem Fall ist der Schneiderand nach distal zurück gebogen und die mesiale Kronenschulter serruliert. Aus lateraler Sicht ist, im Gegensatz zu *P. contortus*, der mesiale Schneiderand konvex nach lingual gebogen. Das Verhältnis von Höhe zu Breite der Zähne schwankt von 1 : 1 bis 5 : 6 bei anteriorer Position und verlagert sich zu einem Verhältnis von 1 : 2 bei den posterioren Lateralzähnen. Dabei tritt die Wurzel immer stärker in den Vordergrund. Die Kronenneigung variiert je nach Position in Ober- oder Unterkiefer. Oberkieferzähne sind flacher, mit stärker geneigter Hauptspitze. Unterkieferzähne zeigen eine aufrechtere, deutlicher abgesetzte Hauptspitze, mit weniger gebogenem Schneiderand. Der distale Schneiderand ist steiler als bei Oberkieferzähnen und knickt in einem größeren Winkel in die distale Kronenschulter ab. Der eingeschlossene Winkel beträgt etwa 90° bis 110° bei Unterkieferzähnen und unter 90° bei Oberkieferzähnen. Die distale Kronenschulter trägt in der Regel eine kräftige Serrulation mit bis zu 5 Nebenzähnen. Die Gestalt der Wurzel wird auf der Lingualseite von einer prominenten mediointernen Expansion bestimmt, die sich auch auf die Krone ausweitet. In deren Medialteil verläuft die zentrale Nährfurche mit Zentralforamen. Die zentrale Nährfurche teilt die Wurzel in zwei Wurzelloben. Die Wurzelloben sind bei Zähnen anteriorer Position gleich lang, bei weiter posterior gelegenen ist der distale Lobus kürzer als der mesiale. Die lateralen Enden der Wurzelloben sind rund aufgebogen und gehen in einem leichten Knick in die Krone über. Die labiale Kronenbasis zeigt auf Höhe der Nährfurche einen leichten Überhang zur Wurzel, während die linguale Kronenbasis von der mediointernen Expansion überragt wird, und entlang dieser, zu den Lateralenden der Wurzelloben abwärts verläuft. Die Labialseite der Wurzel enthält parallel zur Kronenbasis bis zu 30 Foramina. Einige anteriore und anterolaterale Vertreter (DL136 – DL 143) sind sehr stark mesiodistal komprimiert, lateral abgeflacht und zeigen insbesondere mesial eine stärker ausgeprägte Serrulation. Solche Exemplare werden als Zähne weiblicher Individuen gedeutet.

Physogaleus sp.

2013 *Physogaleus* sp. LEDER: 25, Pl. 8, Fig. 28

Material: 1Zahn

Sammlungsbezeichnung: DL 146

Lokalität: 1 x Kujulus

Alter: NP 15



Die Zähne dieses Taxons erreichen in etwa eine vergleichbare Größe, wie die von *P. tertius*. Die recht kompakten Zähne unterscheiden sich von *P. tertius* durch die folgenden signifikanten Merkmale. Krone und Wurzel sind labiolingual stärker komprimiert. Der Umriss des Zahnes ist aus labialer Sicht hoch dreieckig. Die Kronenhauptspitze erscheint im Gesamtverhältnis dominanter und breiter, in dreieckiger Form. Die Kronenschultern sind höher. Die mediointerne Expansion ist entscheidend flacher, so dass die Zähne lateral betrachtet eine Keilform besitzen.

Gattung *Pterolamiops* SPRINGER, 1951

Typus-Art: *Squalus longimanus* POEY, 1861

Pterolamiops (Carcharhinus) longimanus (POEY, 1861)

1999 *Pterolamiops longimanus*, - MÜLLER: 53, Taf. 7 Fig. 5-8, 12

Material: 4 Zähne

Sammlungsbezeichnung: S249-252 P57

Lokalität: Yorktown Formation (Rushmere Member), North Carolina (Lee Creek Mine)

Alter: Pliozän

Die äußere Form der Zähne von *Pterolamiops longimanus* ist stets sehr massiv und variiert von hoch dreieckig bei anterioren Zähnen, über die Silhouette eines gleichseitigen Dreiecks mit spitzschaufelförmiger Krone bei lateralen Zähnen, hin zu deutlich breit abgesenkten Kronen bei posterioren Zähnen. Besonders auffällig ist ein markanter Knick bei Zähnen anteriorer Kieferstellung im ersten Drittel der mesialen Schneidekante vom Apex aus. Der Übergang von Kronenschulter zu Kronenspitze ist mit Ausnahme von Anteriorzähnen nur auf der distalen Seite deutlich eingeknickt. Anteriorzähne besitzen die Form einer Lanzenspitze, sind in etwa vertikal bilateral symmetrisch und weisen sowohl distal einen deutlichen und mesial einen angedeuteten Knick im Übergang von Schulter zu Spitze auf. Die Schneidekanten sind stets stark serruliert, wobei die Kronenschultern eine etwas kräftigere Bezahnung aufweisen. Nebenzähne werden nicht ausgebildet. Die Zähne erscheinen aus lateraler Sicht flach keilförmig ohne nennenswerte Wurzelexpansion. Die Wurzel ist bei Anteriorzähnen im Bereich der zentralen Nährfurche bogenförmig aufgewölbt, wobei der Kronen-Wurzelübergang auf der Lingualseite extrem spitzbogenförmig zum Apex aufgeweitet ist und somit im zentralen Bereich erst nach zwei Dritteln der Zahnhöhe endet. Auf der Labialseite ist der Kronen-



Wurzelübergang nur leicht bogenförmig und schon ab etwa einem Drittel abgeschlossen. Die Wurzelaufwölbung wird mit zunehmend posteriorer Zahnstellung deutlich flacher.

Gattung *Rhizoprionodon* WHITLEY, 1929

Typus-Art : *Carcharias acutus* RUEPPEL, 1837

Rhizoprionodon fischeuri (JOLEAUD, 1912)

1926 *Scoliodon taxandriae* LERICHE: 431, Taf. 28 Fig. 7-10

?1979 *Scoliodon taxandriae* LONGBOTTOM: 64.

1980 *Scoliodon terranova* CASE: 90, Taf. 7, Fig. 102

1981 *Scoliodon terranova* CASE: 64, Taf. 8, Fig. 5

1990 *Scoliodon taxandriae* KRUCKOW & THIES: 57.

1999 *Rhizoprionodon fischeuri* MÜLLER: 53, Taf. 8 Fig. 2-4

Material: 4 Zähne

Sammlungsbezeichnung: S257-260 P 52,

Lokalität: Old Church Formation, Virginia (Pamunkey River Section; Belgrade Formation (Haywood Landing Member), "Trent Marl", North Carolina,

Alter: NP 24/25

Die glattrandigen Zähne weisen schlanke, geneigte Hauptspitzen auf und tragen distale Schneideblätter aber keine Nebenspitzen oder Serrulationen. Die mesialen Schneidekanten zeigen einen kräftig geschwungenen sigmoidalen Verlauf, der Kronenapex ist dabei Richtung Symphyse zurück gebogen. Der mesiale Übergang von Kronenspitze zu Kronenschulter ist fließend ohne signifikante Trennung. Die Kronenspitzen gehen distal im spitzen Winkel in die Kronenschultern über. Die distalen Kronenschultern sind glattrandig und flach konvex. Der distale Schneiderand der Kronenspitze ist ebenfalls konvex nach außen gewölbt. Die lateralen Profile der Oberkieferzähne sind spitz-keilförmig mit gerader Krone. Die mediointerne Expansion tritt deutlich hervor. Die Wurzeln sind flach und werden durch die zentrale Nährfurche asymmetrisch in zwei abgerundet auslaufenden Wurzelloben geteilt. In der Regel ist der distale Wurzellobus kürzer als der mesiale. Sexuelle zahnmorphologische Unterschiede existieren nicht oder sind nicht beschrieben.

Rhizoprionodon aff. terranova (RICHARDSON, 1836)



1999 *Rhizoprionodon aff. terranova* MÜLLER: 53, Taf.7 Fig.10-11, Taf.8 Fig. 1

Material: 11 Zähne

Sammlungsbezeichnung: S255-257 P 14

Lokalität: Eastover Formation, Virginia (James River Sektion); St Mary's Formation, Maryland (Driftwood Beach)

Alter: NP 24/25

Die glattrandigen Zähne entsprechen im Wesentlichen den Zähnen von *Rh. fischeuri*, zeigen aber etwas weniger nach innen gedrehte Basalflächen und sind labio-lingual stärker komprimiert und schmaler. Die Nährfurche ist tiefer eingeschnitten.





Kapitel IV

Merkmalsextraktion und Überführung in eine automatisierte algorithmische Morphometrie (AAM)

1. Ableitung der für die generische Zuordnung wesentlichen morphologischen Merkmale

Nach eingehender Analyse der morphologischen Eigenschaften der Zähne carcharhinider Haie, gilt es die wesentlichen morphologischen Attribute bzw. deren Variabilität, die jeden einzelnen Zahn klar im Bezug auf seine Kieferposition, seiner sexuellen und ontogenetischen Herkunft definiert und gegen alle anderen Zähne mit abweichender Herkunft abgrenzt, festzulegen. Wichtig ist es hierbei jene Attribute zu wählen, die speziesübergreifend bei allen Zähnen der Familie der Carcharhinidae zu finden sind. Dies ist notwendig, da die im Rahmen dieser Arbeit neu zu entwickelnde autonom rechnergestützt arbeitende morphometrische Analyse einem Bilderkennungsverfahren angelehnt ist und die Prozedur auf Basis vergleichbarer Formdaten beruht. Das bedeutet, dass ausschließlich gleiche Merkmale miteinander verglichen werden können. So kann etwa die distale Schneidekante einer Kronenhauptspitze von Zahn A immer nur mit einer anderen distalen Schneidekante der Kronenhauptspitze von Zahn B verglichen werden. Alle formspezifischen Merkmale, die dieser Prämisse folgen, werden dann zu einem Merkmalskomplex zusammengefasst, der die Individualität eines jeden Zahnes als Ganzes beschreibt und alle Zähne über verschiedene Algorithmen morphometrisch kategorisiert. Die Distanzwerte zwischen den einzelnen Merkmalskomplexen aller Zähne zueinander sollten dann Aufschlüsse über morphologische Verwandtschaften liefern. Die sich auf diese Weise möglicherweise heraus kristallisierenden Muster erlauben schließlich ontogenetische und phylogenetische Rückschlüsse.

1.1. Vorüberlegungen

Ein wesentlicher Grundsatz bei der Arbeit mit statistischen oder geometrisch basierten morphometrischen Verfahren beruht darauf, die Anzahl der Parameter möglichst gering zu halten. Je mehr Parameter in die Prozedur einer morphometrischen Analyse mit einfließen, desto besser wird zwar die Anatomie und morphologische Eigenschaft eines Objektes beschrieben, desto größer wird aber auch das Risiko für Rechenfolgefehler (Fehlerfortpflanzungsgesetz) oder zu stark interpolierter Datenakquise und daraus resultierender fehlerhafter Merkmalsberechnung. Das Prinzip der Datenreduktion unter Wahrung der Beschreibung essentieller Formattribute hilft zum einen die Fehleranfälligkeit zu verringern und zum anderen die Ergebnisse besser interpretieren und gegebenenfalls Anpassungen in der Programmierung vornehmen zu können. Stets gilt es als Grundfrage zu testen, wie gut das angewandte Testmodell auf die erhobenen Daten passt. Je komplizierter ein Modell aufgebaut ist, d.h. je mehr Modellparameter es umfasst, desto besser kann eine

Anpassung auf die Daten erzielt werden (ROST, 1996, 2004). Bei der Beantwortung oben gestellter Grundfrage muss also auch der Aufwand, mit dem jene Anpassung erreicht wird, gewichtet und dessen Nutzen bewertet werden. Zwei Prinzipien kommen hierbei zum Tragen (ROST, 1996, 2004). Zum einen das so genannte Einfachheitskriterium – je einfacher ein Modell ist, um so besser ist es. Zum anderen das Kriterium der Größe des Geltungsbereiches – gilt das Modell nur für den erhobenen Datensatz oder läuft es auch im Allgemeinen mit dem Forschungsstand auf dem entsprechenden Gebiet konform. Bei der Prüfung auf Modellgültigkeit sollte man also stets versuchen folgende drei Fragen zu beantworten:

- I. Wie gut erklärt das Modell die Daten? – Kriterium der empirischen Gültigkeit
- II. Welcher Aufwand ist dafür nötig? – Einfachheitskriterium
- III. Wie gut läuft das Modell mit dem Forschungsstand konform? – Kriterium der Größe des Geltungsbereiches

Während sich der letzte Punkt schwerlich einer formalisierten Beurteilung unterziehen lässt und nur durch fallspezifische Evaluation der bestehenden Methodik und entsprechenden Studien der einschlägigen Literatur geklärt werden kann, steht man bei der Beantwortung der ersten beiden Punkte dem Problem der Modellbewertung gegenüber: Wie beurteilt man das Verhältnis von der Anpassung zwischen Modell und Daten auf der einen Seite, zur Anzahl an dafür aufgewandten Parametern auf der anderen Seite? Natürlich gibt es vielfältige Möglichkeiten, die komplexesten morphologischen Eigenschaften eines Objektes in geometrische Formen aufzulösen und mathematisch zu beschreiben. Nur ob der damit in Verbindung stehende rechnerische Aufwand im Einklang steht mit dem eigentlichen Nutzen für den Anwender, ist dabei noch nicht geklärt. Es bedarf also gewisser Kriterien, die ein ausgewogenes Aufwand-Nutzen Verhältnis ermöglichen. Nach LIENERT (1989) bzw. LIENERT & RATZ (1994) lassen sich bei empirischen Untersuchungen Haupt- und Nebengütekriterien unterscheiden. Als Hauptkriterien sind die Objektivität, die Reliabilität und die Validität zu betrachten. Nebengütekriterien sind zum einen die Ökonomie, also die Wirtschaftlichkeit des Versuches, des weiteren die Nützlichkeit, Normierung und die Vergleichbarkeit der empirischen Untersuchungen. Sind die geforderten Gütekriterien nicht erfüllt, fehlen die wissenschaftlich überprüfbaren Grundlagen und notwendigen Kontrollinstanzen.

Das Hauptgütekriterium der Objektivität gibt an, in wieweit das Resultat einer Untersuchung in Durchführung, Auswertung und Interpretation vom untersuchenden Wissenschaftler beeinflusst werden kann. Im Idealfall kommen verschiedene Untersuchungsleiter stets zum gleichen Ergebnis. Das Gütekriterium der Objektivität fordert, dass weder bei der Durchführung noch bei der Auswertung und Interpretation von verschiedenen Experten unterschiedliche Ergebnisse erzielt werden können.

Die Reliabilität gibt Aufschluss darüber, wie zuverlässig eine Untersuchungs- bzw. Messmethode ist. Wenn bei beliebig häufiger Wiederholung der Messung unter gleich bleibenden Voraussetzungen und an denselben Messobjekten stets die gleichen Ergebnisse erzielt werden, kann eine Untersuchungsmethode als reliabel bezeichnet werden. Die Reliabilität lässt sich durch die Wiederholung der Untersuchung (Retest-Methode) oder eine ähnliche parallel durchgeführte gleichwertige Untersuchung ermitteln (Paralleltest-Methode). Die Korrelation der beiden Untersuchungen ergibt den Reliabilitätskoeffizient als Maß.

Die Validität (Gültigkeit) als wichtigstes Testgütekriterium gibt an, wie genau der Untersuchungsaufbau die zu analysierenden Merkmale erfasst. Als Maßstab wird ein Außenkriterium genutzt und über Korrelation mit diesem die Validität überprüft.

Im vorliegenden Fall der morphometrischen Analyse von Zähnen carcharhinider Haie, geht es also darum, mit möglichst einfachen, jederzeit und überall reproduzierbaren Methoden, die artspezifischen, morphologischen Attribute der Zähne interpretationsfrei zu gewinnen und miteinander zu vergleichen. Wie in Kapitel 2 bereits festgestellt, soll hierbei der menschliche Faktor als mögliche Quelle subjektiver Fehler so gering wie möglich gehalten, wenn nicht gar ausgeschlossen werden. Daher ist die Datenaquise anhand manueller Gewinnung von Messpunktdaten, wie sie bei den geläufigen morphometrischen Methoden durch Landmark-Markierung vorgenommen wird (Siehe Kapitel 1 Abb. 2, 4, 9, 13 und Kapitel 2 Abb. 15, 16, 17), abzulehnen. Betrachtet man nun einen einzelnen Zahn eines carcharhiniden Haies, so wird man feststellen, dass die wesentlichen artspezifischen Merkmale zum einen durch die äußere Silhouette und zum anderen durch auf der Zahnoberfläche befindliche Attribute wie Lage der Foramina, Kronen-Wurzelübergänge, Kronensäume u.s.w. definiert werden. Letztere zeigen sich häufig nur als Farb- oder Strukturumschwünge (Abb. 22), die vor allem unter taphonomischen Gesichtspunkten, bei fossilen Zähnen, starken Veränderungen unterworfen und als stabile Kriterien nicht zulässig sind.

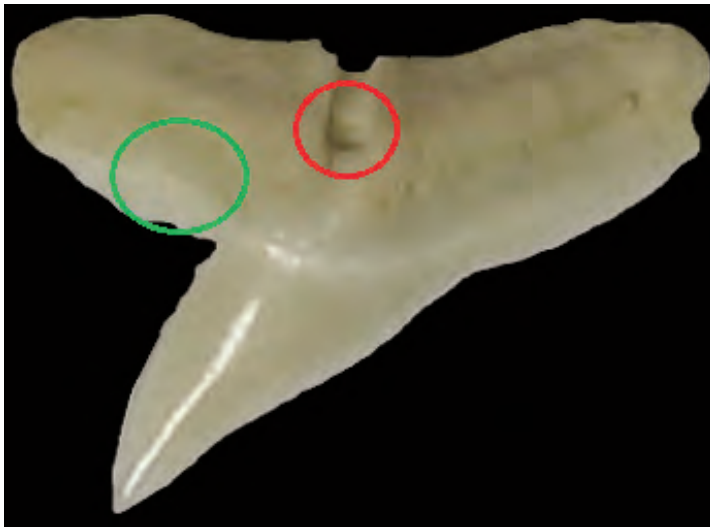


Abb. 22: Darstellung von Schattierungen und Farbsäumen, die nicht digital erfasst werden können

Nur all zu oft werden Zähne bei der Einbettung ins Sediment durch zirkulierende mineralische Lösungen verfärbt oder durch Transport und Umlagerung oberflächlich verändert. Eine Unterscheidung von Kronensaum zu Krone oder die Detektion von feinen Foramina ist dann mitunter kaum mehr möglich. Darüber hinaus ist es rechentechnisch wesentlich schwieriger bis unmöglich in einem digitalen Bild eine simple punktuelle Verfärbung von einem echten Foramen zu unterscheiden. Für den Rechner stellt sich beides lediglich als Punkt dar und wird als solcher bewertet. Anders verhält es sich mit der Silhouette des Zahnes. Unter der Voraussetzung, dass sich der Zahn deutlich von seiner Umgebung bzw. dem Untergrund abhebt, erscheint dessen Silhouette, also sein Formumriss interpretationsfrei. Da die Kontur des Zahnumrisses zweifelsfrei mathematisch beschrieben und berechnet werden kann, stellt sie das zentrale Merkmalsgebilde für alle folgenden Analysen dar. Wie in Kapitel 2, Abschnitt 2.3. beschrieben, wurden alle morphometrisch zu beurteilenden Zähne in einem standardisierten bildgebenden Verfahren in digitale Bilddaten überführt. Der spezielle Versuchsaufbau gewährleistete dabei, dass die Aufnahme der Bilder stets gleich bleibende Ergebnisse lieferte, vorausgesetzt es wurde sich im Prozess an die festgelegten Prämissen und Parameter gehalten. Ist dies gewährleistet, werden die Arbeitsschritte, unabhängig von welcher Person sie durchgeführt werden, stets in gleicher Weise abgearbeitet und für jedes Objekt immer die gleichen Bilddaten generiert werden. Auf diese Weise konnte und kann das Hauptgütekriterium der Objektivität gewährleistet werden, da es völlig gleichgültig ist, wer die Bilddaten gewinnt. Werden die festgelegten Arbeitsschritte eingehalten, sind die Ergebnisse innerhalb geringfügiger und zu vernachlässigender Unschärfen stets die gleichen. Auf die entsprechenden Randunschärfen wird gesondert eingegangen (Siehe Kap. VI, Abschnitt 3.). Das Gütekriterium der Reliabilität wurde ebenso erfüllt, da auch wiederholte Aufnahmen eines Objektes, unabhängig

vom Zeitpunkt, stets die gleichen Bilder liefern werden. Das wichtigste Hauptgütekriterium der Validität wurde erfüllt, da das Aufnahmeverfahren, das als wichtigstes und einziges interpretationsfrei zu beurteilende Merkmalsgebilde des Zahnumrisses, in idealer Weise darstellt. Die zu analysierenden Merkmale werden dabei vollständig erfasst. Um die Kriterien der Ökonomie, der Nützlichkeit, Normierung und die Vergleichbarkeit der empirischen Untersuchungen zu gewährleisten, wurden alle weiteren Arbeitsschritte der morphometrischen Analyse so einfach und reproduzierbar wie möglich gehalten. Voraussetzungen sind, neben dem Aufnahmestativ (Kapitel 2 Abschnitt 2. 3.), eine hochauflösende Digitalkamera und ein normaler Desktoprechner mit mindestens 2 Gb Arbeitsspeicher und einer Taktfrequenz von mindestens 1 Ghz. Je leistungsfähiger der Rechner ist, desto schneller laufen auch die Anwendungen und morphometrischen Berechnungen. Aus Gründen der Effektivität empfiehlt es sich ein Notebook oder Laptop zu verwenden, da dieser sämtliche Analysen sowohl im Feld, auf Exkursionen und auch im Labor ermöglicht.

1.2 Ableitung des morphologischen Merkmalskomplexes

Im vorherigen Abschnitt wurde bereits darauf eingegangen, dass aus Gründen der Eindeutigkeit das artspezifische Merkmal des Formumrisses als Kriterium der ersten Wahl festgelegt wurde. Betrachtet man nun das freigestellte und auf schwarzem Hintergrund montierte Digitalbild eines Zahnes, so setzt sich die Silhouette zunächst deutlich ab. Trotzdem existieren noch eine Reihe störender Faktoren, die zum einen die digitale Bildanalyse erschweren und zum anderen die Datenmenge unnötig vergrößern. Für die Analyse des Formumrisses sind sämtliche Farbinformationen und Strukturen auf der Zahnfläche störend. Aus diesem Grund werden die Farbwerte aller Einzelbilder in Binärdaten gewandelt (Abb. 23).

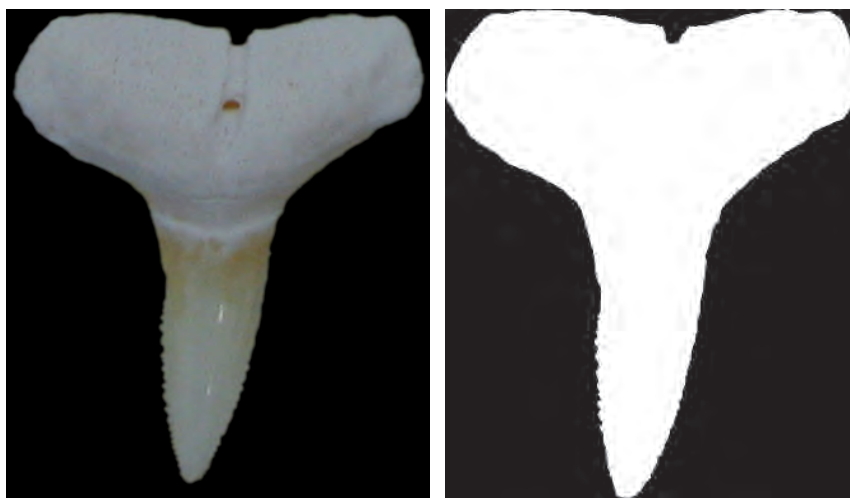


Abb. 23: Transformation der Farbwerte in Binärdaten
Sml.Nr. 1030150, *C. longimanus*, Unterkiefer Reihe 1



Die auf diese Weise generierten Binärbilder enthalten im Grunde nur noch 4 Informationen. Größe des umschließenden Fensters (Bounding Box), Kontur und Fläche der Zahnsilhouette, sowie die Werte 1 für Schwarz und 2 für Weiß.

Mit dieser recht simplen Methode reduziert sich die Datenmenge enorm und entsprechende Datenbankarbeiten können substanziell schneller und effektiver durchgeführt werden. Zusätzlich erleichtert die binäre Darstellung der Bilddaten den rechentechnischen Aufwand und verringert die Fehlerquote bei der geometrischen Ableitung von Form und Kontur der Zähne.

Laut KAMPS & WÜBBENHORST (<http://wirtschaftslexicon.gabler.de/Archiv/4454/datenreduktion-v9.html>) ist eine Komprimierung des Datenmaterials einer Erhebung in der Lage, auf wenige aussagekräftige Kennwerte, Grafiken oder komprimierte Merkmale zu reduzieren. Dem damit zwangsläufig verbundenen Verlust an Einzelinformationen steht die globale Charakterisierung der Gesamtheit als Vorteil gegenüber. Um diesem Grundsatz gerecht zu werden, müssen im nächsten Schritt die artspezifischen Merkmale, die sich aus den reduzierten Binärdaten ableiten lassen, definiert werden. Dazu betrachten wir beispielhaft noch einmal die taxonomisch morphologische Beschreibung der Kieferbezeichnung eines typischen Vertreters der Carcharhinidae aus Kapitel 3. Als Beispiel soll *Carcharhinus longimanus*, Slg.Nr. US 1030150 dienen, dessen zahnmorphologischen Eigenschaften wie folgt beschrieben wurden:

Die Zähne des Oberkiefers haben sehr breite, dreieckige und kräftig serrulierte, aufrechte bis leicht geneigte Hauptspitzen, die mesial allmählich und distal im leichten Knick in die etwas kräftiger serrulierten Kronenschultern übergehen. ... Anteriorzähne sind hoch dreieckig lanzettförmig und vertikal in etwa bilateral symmetrisch. Vom Apex aus erscheinen sie im ersten Drittel der Krone ein wenig stärker mesial-distal aufgeweitet. Bei Lateralzähnen zieht sich die Silhouette in die Breite und erreicht die Form eines gleichseitigen Dreiecks mit spitzschaufelförmiger Krone. Posteriorzähne sind deutlich breit abgesenkt, deren Kronen aber weniger stark geneigt als bei C. leucas. Die Kronenspitzen weisen Neigungswinkel von etwa 90-85° bei anterolateralen Zähnen und 75-60° in posterolateralen Positionen auf. Nebenzähne sind nicht beschrieben. Die Unterkieferzähne zeichnen sich durch aufrechte bis leicht geneigte und kräftig serrulierte Hauptspitzen aus. Sie sind wesentlich filigraner als die Zähne des Oberkiefers aber immer noch kräftig mit breit spießförmigen, aufrechten bis halbgeneigten, breit serrulierte Hauptspitzen. Die Wurzeln sind relativ stark bogenförmig aufgewölbt.



Entsprechend der taxonomisch morphologischen Beschreibung wurden die entscheidenden Charaktermerkmale in Abbildung 24 markiert. Die markierten Stellen spiegeln zwar nur einen Teil der Zahnmerkmale wieder, jedoch sind dies die prägnanten Eigenheiten der Zahnsilhouette, die eine Unterscheidung nach Spezies sowie Unterscheidungen im Sinne monognather, dignather, ontogenetischer und sexueller Heterodontie ermöglichen sollten. Um zu analysieren, ob sich anhand dieser Merkmale die genannten Unterscheidungen ermöglichen lassen, ist es unumgänglich, alle anderen Zahnobjekte ausschließlich anhand dieser Merkmale zu beurteilen. Welche Aspekte wären hierfür relevant?

Mit Hilfe der Zahlencodes für Zahnmerkmale aus Abb. 24 können zunächst folgende Parameter für Zähne in Aufsicht oder Lateralansicht zugewiesen werden:

- (1) Ausrichtung Kronenspitze: Nummer 3, 4, 12 in Abb. 24
- (2) Ausprägung Kronenschultern: Nummer 8, 9 in Abb. 24
- (3) Form der Kronenspitze: Nummer 7, 8, 9, 13 in Abb. 24
- (4) Form der Wurzel: Nummer 7, 13 in Abb. 24

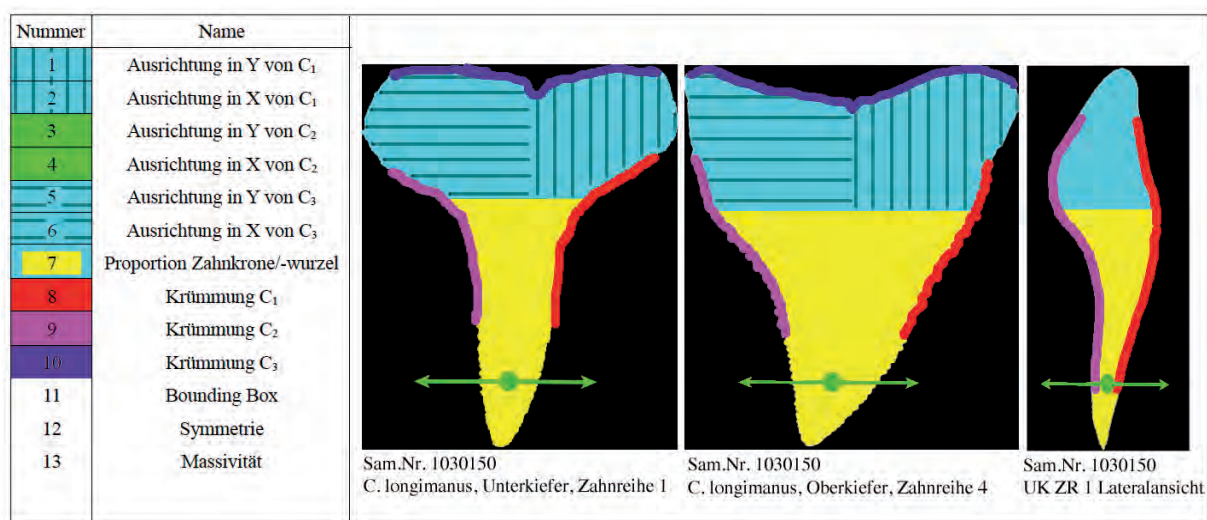


Abb. 24: Darstellung der wesentlichen Abschnitte der Zahnmerkmale carcharhinider Selachier

1.3. Die Grundidee

Um die Morphologie eines carcharhiniden Selachierzahnes möglichst genau zu beschreiben und im gleichen Schritt die dafür notwendigen Attribute im Bezug auf deren Komplexität so gering wie möglich zu halten, entstand nach intensiver Auseinandersetzung mit diesem Problem die Idee, ausgehend von der Kronenspitze und den beiden Wurzelloben, als den drei wesentlichen Ästen des Zahnes, an der jeweiligen linken und rechten Außenkante der Äste abwechseln eine Pixelreihe abzutragen, bis sich die verbleibende Struktur soweit verjüngt hat, dass die Äste nur noch aus jeweils einer Linie bestehen. Die drei "Formlinien" der Äste treffen sich im Massenzentrum des Zahnes. Das entstandene Gebilde gibt sehr gut die allgemeine Form des Zahnes in Bezug auf Ausrichtung der Äste und Ausbildung der Kantenstruktur wieder. Unabhängig von der eigenen Betrachtung und methodischen Herleitung wurde dieses Prinzip der "Kantenerosion" bereits in der mathematischen Formerkennung mittels Skelettierungsalgorithmen, etwa durch SCHÖBINGER (2002) oder BULLMANN (2008), beschrieben. Vereinfacht formuliert gilt es, die Form des Zahnes von den Kanten zur Mitte hin zu schrumpfen oder abzutragen (zu erodieren), bis nur noch eine Art Gerüst oder Innenskelett übrig bleibt, ganz so als würde man einem aufblasbaren Zahn die Luft absaugen bis nur noch die zusammengeschrumpfte Hülle übrig bleibt. Grundsätzlich diene als wichtigstes und damit Hauptprinzip der Merkmalsextraktion der morphometrischen Analyse das Konzept der Verallgemeinerung der Objektform. Indem die Zahnabbildung als Sternform, mit den drei beschriebenen, von einem Zentrum ausgehenden, Ästen oder besser mathematisch korrekt formuliert, als Objekt mit einem Massenschwerpunkt und davon ausgehenden skalaren Vektoren abstrahiert wird, verringert sich die Datenmenge zur Beschreibung der wesentlichen Formmerkmale enorm. Die hypothetische Methode der "Kantenerosion", resultierend in einem formgetreuen Skelett, ist in Abbildung 25 dargestellt. Man erhält ein sternförmiges Gebilde, dass die grundsätzliche Morphologie des Zahnes sehr gut wiedergibt und trotzdem lediglich die Informationsmenge dreier, in einem Punkt zusammenlaufender, Linien enthält. Da die Reduktion der Zahnform auf sein Skelett zwar sehr gut die Ausrichtung von Krone und Wurzelloben im zweidimensionalen Raum wiedergibt und auch die allgemeinen Proportionen des Zahnes abbildet, aber spezielle Eigenschaften wie die exakten Konturverläufe der Schneidekanten oder der Wurzelloben extrem reduziert, müssen diese und noch weitere unterstützende Merkmale in die morphometrische Analyse mit einfließen. Neben der genauen Beschreibung der Kantenverläufe sind dies zusätzlich die Größenverhältnisse von Länge zu Breite und Wurzel zu Krone. Das Länge-Breiten Verhältnis wird mit Hilfe eines den Zahn umfassenden Rechteckes bestimmt. Dessen Außenkanten jeweils an den am weitest außen liegenden Punkten des Zahnes anlie-

gen. Die horizontalen Seiten begrenzen dabei einmal die basalen Punkte der Wurzel und das andere mal den äußersten Punkt der Kronenspitze. Die vertikalen Seiten werden durch die am weitest außen liegenden Punkt der Wurzelloben begrenzt. Die Kantenlänge der horizontalen Seiten wird dann ins Verhältnis zur Kantenlänge der vertikalen Seite gesetzt. Das Verhältnis von Krone zu Wurzel ergibt sich durch die ins Verhältnis gesetzten Ausdehnungswerte von Krone und Wurzel. Auf diese Weise lassen sich schmale grazile Zähne mit dominierender Wurzel gut von breiten massiven Zähnen mit prominenter Krone differenzieren. Außerdem ist es theoretisch möglich, dass ein sehr schlanker graziler Zahn, die gleiche Skelettform aufweist wie ein wesentlich massiverer Zahn, da es keine Rolle spielt wie viel Material jeweils von den Kanten abgetragen wird, sondern nur entscheidend ist, dass im Ergebnis ein Skelett der beschriebenen Form steht. Aus diesem Grund muss ebenfalls Die Massivität der Zähne gesondert betrachtet werden. Diese Massivität wird dabei wiederum als Verhältnis der Fläche bewertet, die das den Zahn einfassende Rechteck ausfüllt. Im Sinne der binären Objektbildung wird also das Verhältnis der weißen Zahnfläche zur schwarzen Hintergrundfläche des Rechtecks ermittelt. Je massiver ein Zahn ist, desto mehr Fläche nimmt dessen Abbildung im einfassenden Rechteck ein, je graziler, desto weniger des schwarzen Hintergrundes wird von der weißen Zahnsilhouette bedeckt. Als abschließendes Merkmal steht die Betrachtung der bilateralen Symmetrie aus lingualer Sicht. Zur Analyse dieses Merkmals wird zunächst das den Zahn einfassende Rechteck in dessen Mitte vertikal geteilt. Entlang der so entstandenen Spiegelachse wird auch die Zahnabbildung in eine distalen und einen mesialen Abschnitt geteilt. Werden nun die beiden Abschnitt entlang der Spiegelachse zusammengeklappt, können die Überlappungsbereiche zur Bestimmung des Symmetriegrades herangezogen werden. Je größer die Überlappungsbereiche sind, desto symmetrischer ist der Zahn. Besteht vollständige Abdeckung, so ist der Zahn vertikal spiegelsymmetrisch. Die mathematische Herleitung der genannten Merkmale wurde in Zusammenarbeit mit dem Medieninformatiker M.sc. R. BOSE erstellt und im Folgenden genauer beschrieben. Die genaue Abhandlung dazu ist der im Rahmen dieser Arbeit betreuten Masterarbeit (BOSE, 2013) zu entnehmen.

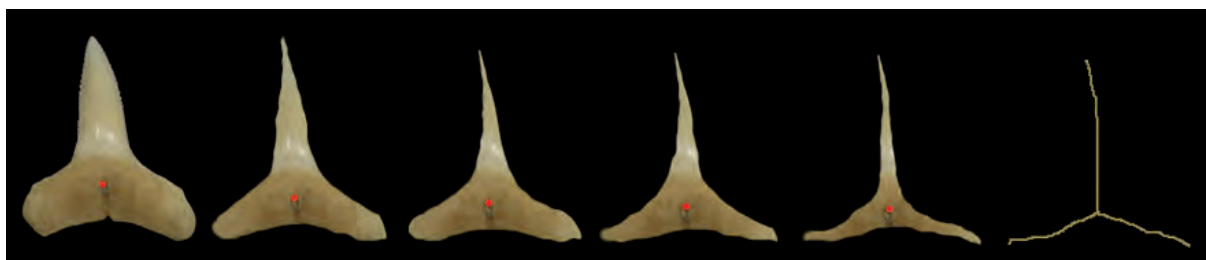


Abb. 25: Darstellung des Kantenerosionsprinzips. Von der Kronenspitze und den beiden Wurzelloben, als den drei wesentlichen Ästen des Zahnes, wird an der jeweiligen linken und rechten Außenkante der Äste abwechselnd eine Pixelreihe abgetragen, bis sich die verbleibende Struktur soweit verjüngt hat, dass die Äste nur noch aus jeweils einer Linie bestehen.

1.4. Mathematische Ableitung der Sternform

In der Mathematik ist eine sternförmigen Menge eine Teilmenge M der Natürlichen Reellen Zahlen \mathbb{R}^n , in der es einen Punkt p gibt (ein Sternzentrum bzw. einen Sternmittelpunkt), von dem aus alle Punkte der Menge „sichtbar“ sind, d. h., jede Verbindungsstrecke eines Punktes aus M mit p liegt vollständig in M . In Abbildung 26 ist die Verallgemeinerung der Objektform bezogen auf die linguale Aufsicht und die Lateralansicht dargestellt. Eine genauere Betrachtung zeigt, dass in der Lateralansicht die Verbindungsstrecke zwischen Zentrum und Punkt 1 nicht vollständig innerhalb der Teilmenge liegt und somit streng genommen keiner sternförmigen Menge entspricht, trotzdem ist diese Abstraktion für die weitere Betrachtung sehr hilfreich. Alle taxonomisch relevanten Zahnabbildungen, unabhängig ob Aufsicht oder Seitenansicht, folgen der Formation, Zentrum z_0 mit sternförmiger Verästelung $\{C_j\}$. Die Bezeichnung „sternförmig“ ist lediglich angelehnt an die Definition des Sterngebietes. Es ist hierbei nicht von Relevanz, ob alle Zahnabbildungen der Definition Sterngebiet entsprechen, nur die Notation und die entsprechende geometrische Konzeption ist von Bedeutung und soll die Gedanken hinter der weiteren Betrachtung der Objekte als „sternförmig“ verdeutlichen.

- a) Es existiert eine Zentrum, hier z_0 (Punkt rot),
- b) und eine Menge von Richtungsvektoren $\{r_j\}$ (Punkt grün).
- c) Zusammengefasst bilden $\{r_j\}$ und z_0 die Verästelung $\{C_j\}$ ab. C ist ein Variablentupel

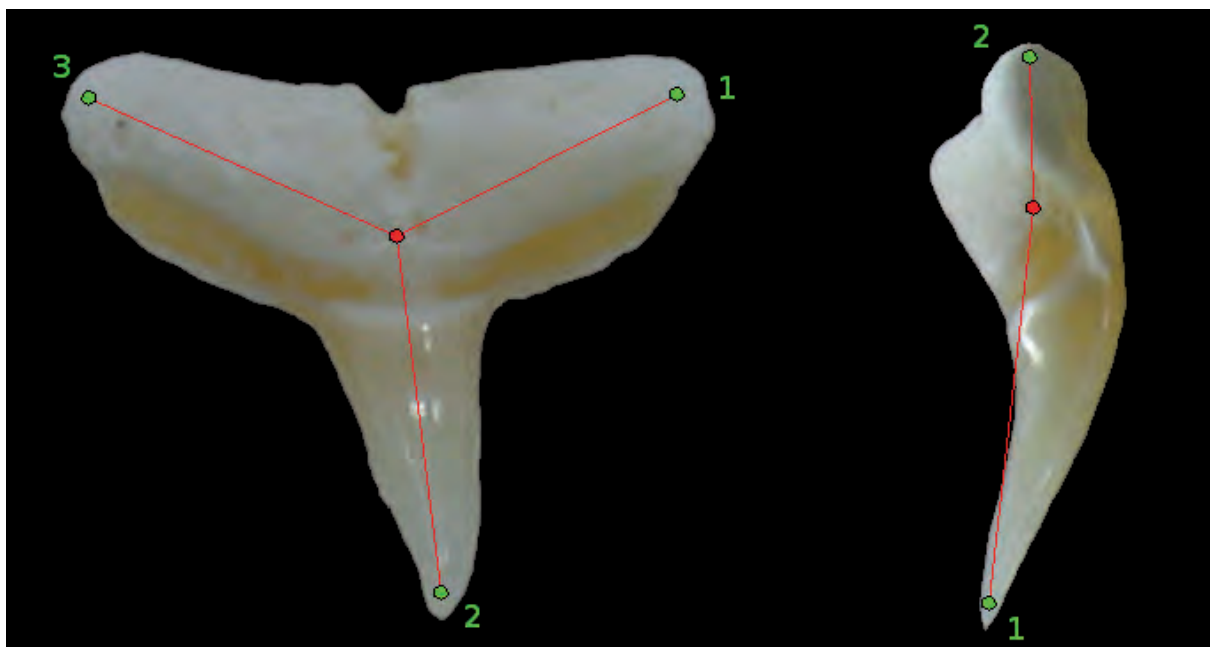


Abb. 26: Verallgemeinerung der Objekte als Sternform (mit 3 bzw. 2 Ästen), bezogen auf die linguale Aufsicht und die Lateralansicht.

1.5. Lagenormierung

Die konzeptionelle Betrachtung der Objekte als „sternförmig“ und die darauf abgestimmte Merkmalsextraktion implizieren die Invarianz gegenüber Rotation, da jeder Ast genau definiert sein muss. Die Lage von Kronenspitze und Wurzelloben müssen festgelegt sein. Aus diesem Grunde ist eine normierte, universell gültige Objektausrichtung zu formulieren. Die Lage der Abbildung sollte der eines Zahnes im Oberkiefer, bei Frontansicht, entsprechen. Das Objekt muss dann so rotiert werden, dass die äußersten basalen Punkte der Wurzelloben einer horizontalen Gerade aufsitzen, die parallel zur x-Achse verläuft. Ist es nicht möglich mit einer Geraden die beiden äußersten basalen Punkte der Wurzelloben zu verbinden, da die Kontur der Wurzel im basalen Bereich zwischen den Wurzelloben nicht konkav eingewölbt sondern unregelmäßig plan bis konvex verläuft, so ist die Positionierung so zu wählen, dass eine Verbindungsgerade der äußersten distalen bzw. mesialen Punkte der Wurzelloben parallel zur x-Achse ist (Abb. 27).

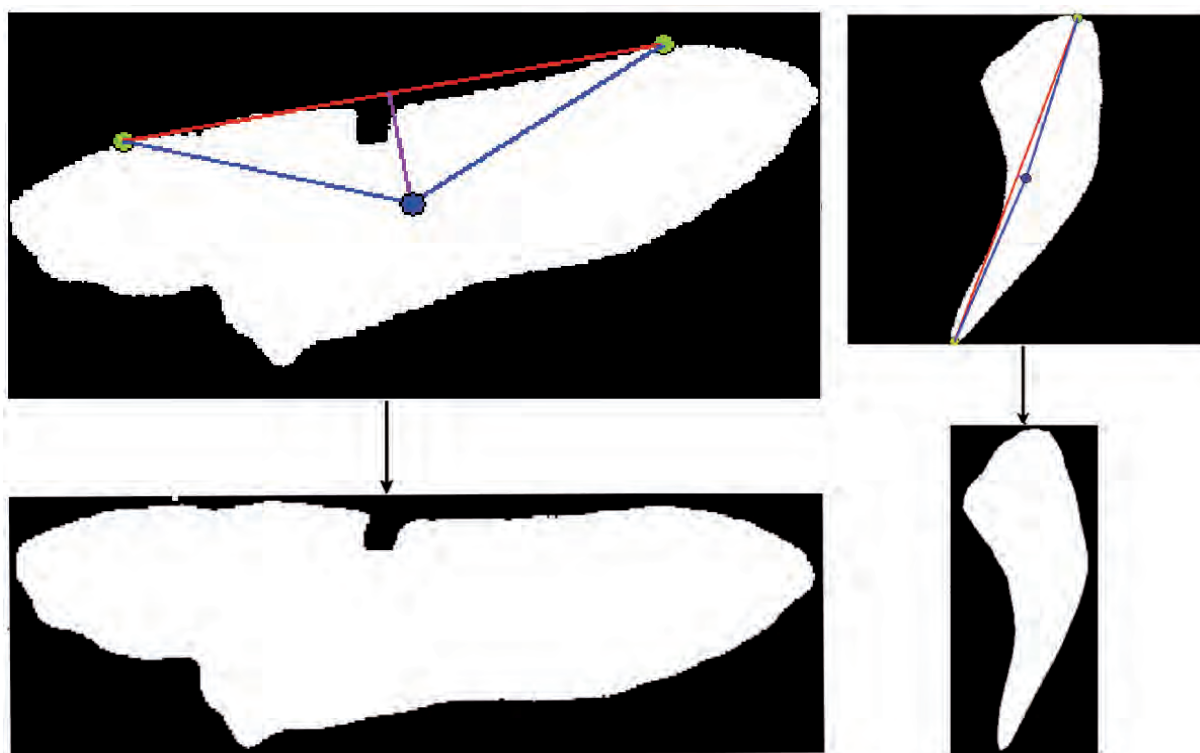


Abb. 27: Lagenormierung der Zahnabbildungen, Waagerechte Ausrichtung der Wurzelloben und senkrechte Ausrichtung von Basis und Apex.

Diese Normierung ist unumgänglich, damit die weitere Berechnung mit homologen Datengrundlagen durchgeführt werden kann. Die Information der Randkontur wird bei dieser Anpassung aber nicht verändert, lediglich deren Raumlage. Bezüglich der lateralen Seitenan-

sicht ist die gedachte Verbindungslinie vom äußersten basalen Punkt der Wurzel zum äußersten apikalen Punkt der Krone in vertikaler Ausrichtung standardisiert. Ausgehend von der „sternförmigen“ Betrachtung der Objekte charakterisiert die Varianz in der Ausrichtung der jeweiligen Äste (Richtungsvektoren) und die Silhouette bzw. die Randkontur das jeweilige Zahnobjekt. Die entsprechende Abbildung der Varianzen auf Merkmale und die Zuweisung von spezifischen Merkmalswerten ist dann die Aufgabe der Merkmalsextraktion. Die automatisierten Arbeitsschritte für die Rotation sind in der Eingabemaske einer extra für diese Arbeit entwickelten Anwendung untergebracht. Die Programmierung dieser Anwendung war Bestandteil einer im Rahmen der vorliegenden Dissertation betreuten Masterarbeit (BOSE, 2013), deren Ziel es war, die vorgegebene Merkmalsextraktion in ein Programm zur automatisierten algorithmischen Morphometrie (AAM) zu übertragen. Auftrag, Konzept und Merkmalsextraktion stammen vom hiesigen Autor, die Programmierung wurde in enger Zusammenarbeit mit dem Auftraggeber, vom Medieninformatiker M.sc. R. BOSE im Rahmen einer Masterarbeit vorgenommen. Das Gemeinschaftsprojekt des Institutes für Geophysik und Geologie der Universität Leipzig und der Fakultät für Informatik, Mathematik und Naturwissenschaften der Hochschule für Technik, Wirtschaft und Kultur (HTWK) Leipzig, wurde von Prof. Dr. S. SCHÖNHERR (HTWK) und dem Autor der vorliegenden Dissertationsschrift begutachtet. Hauptbetreuer und Ideengeber war ebenso der hiesige Autor.

2. Merkmalsextraktion

Inhalt der folgenden Unterkapitel ist der Arbeitsablauf vom Laden der Zahnabbildung bis zur Speicherung des spezifischen Merkmalsvektors (Abb. 28). Das Konzept der Werteextraktion wird als automatisierte algorithmische Morphometrie (AAM) bezeichnet (BOSE, 2013). Die Programmierung der AAM ist der Arbeit von BOSE (2013) zu entnehmen. Allgemein formuliert, ist die AAM als Funktion, die Abbildung der Pixelmatrix Z_i auf einen Merkmalsvektor v_i . Beispielhaft entspricht Z_i dem binären Bild:

$$AAM \hat{=} f : Z_i \rightarrow v_i, v_i \in \mathbb{R}^n, Z_i \in \mathbb{R}^{u \times w}$$

mit

$$i = \text{Abb.Index}, n = \# \text{Merkmale}, u \times w = \text{var. Abb.Dimension}$$

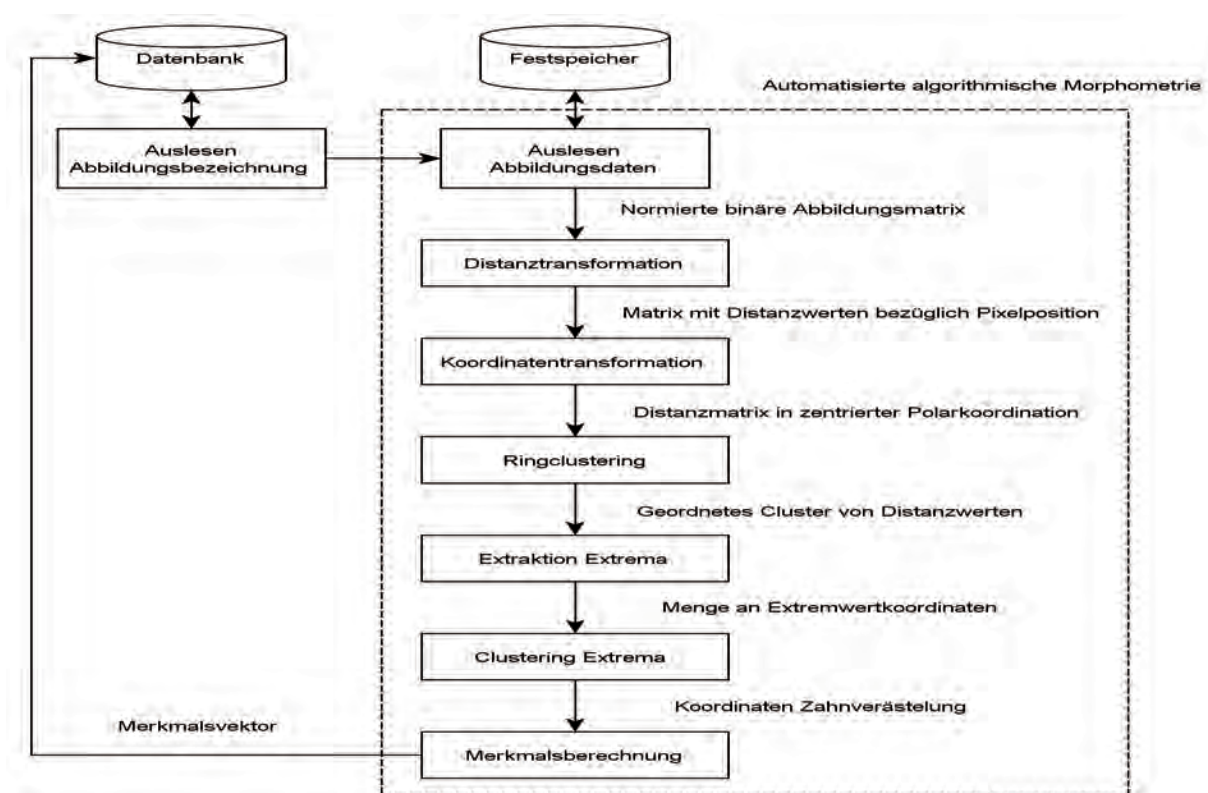


Abb. 28: Schema der Merkmalsextraktion nach BOSE (2013)

2.1. Die Spezifizierung des Merkmalsvektors

Zunächst gilt es zu klären, was der Merkmalsvektor beinhaltet. Dabei können zwei Grundvoraussetzungen betrachtet werden. Zum einen die konzeptionelle Sichtweise, die darauf abzielt, alle Merkmalskomplexe der Zahnabbildung auf ein Maß zu reduzieren, das anschließend zur Speicherung in einer Datenbank geeignet ist. Dabei ist es zwingend notwendig, dass die Berechnung des Merkmalsvektors immer eindeutig erfolgt, d.h. bezüglich einer Zahnabbildung gibt es immer nur einen möglichen Merkmalsvektor dessen Berechnung immer zum gleichen Ergebnis führt. Der Merkmalsvektor spiegelt dabei das Äquivalent der digitalen Bildverarbeitung zum referenzierten Fachwissen des Anatomen oder Taxonomen wieder, ist also der theoretische, deskriptive Hintergrund der aus der Analyse eines Zahnes resultiert.

Als zweites ist die mathematische Sichtweise hinzuzuziehen, die eindeutig der Grundregel des Datenbankentwurfes folgen sollte, indem sie fordert, dass als Schlüsselkandidat die minimal-identifizierende Attributkombination das Wesen der Daten bestimmen muss.

Dies läuft dem zuvor geforderten Einfachheitskriterium konform, ohne dem Kriterium der empirischen Gültigkeit oder dem Hauptgütemerkmal der Validität zu widersprechen. Das bedeutet, dass die Merkmalskombinatorik so stark reduziert wie möglich erscheint ohne dabei den eindeutig speziesidentifizierenden Charakter der Daten zu verlieren.

$$f_{AAM}(Z_i) = v_i \wedge R(v_i) = \{Z_i\}, \text{card}(R(v_i)) = 1, R \hat{=} \text{Indexfunktion}$$

2.2. Datengrundlage Distanztransformation

Für die Ableitung und Charakterisierung des Merkmalskomplexes, der für jede Zahnabbildung spezifischen Verästelung $\{C_j\}$ und entsprechend zuvor geforderter Datenreduktion, ist die genaue Unterscheidung von Wurzelloben ($C_1; C_2$) und Zahnkrone (C_3) notwendig. Welche mathematische Methode ist aber geeignet diese zu separieren? Nach der Betrachtung und Diskussion einer Vielzahl von möglichen Ansätzen, wurde die Methode der Skelettierung als wirksamstes Werkzeug, der die Artspezifika erhaltenden Datenreduzierung, gewählt. Entsprechende Anwendungen fanden sich bei SCHÖBINGER (2002), der die Skelettierung und anschließende Beschreibung eines Objektes in Form von Graphen vornahm. Diese Art der Distanztransformation gibt auf wunderbar einfache Art und Weise die wesentlichen Formattribute der Zahnobjekte als lineares Skelett wieder, dessen Datendichte im Vergleich zu den Rohabbildungen sehr gering ist und trotzdem die geforderten beziehungsweise notwendigen artunterscheidenden Kriterien aufweist (Abb. 29).

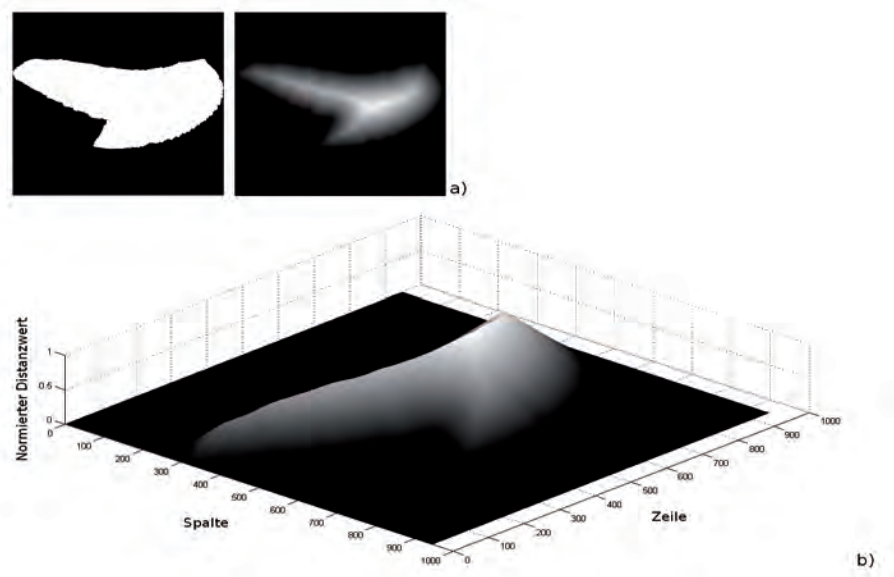


Abb. 29: 2D/3D Darstellung der Distanztransformation, nach Bose (2013)

Die Programmierung dieser Rechenroutine ist der Arbeit von BOSE (2013) zu entnehmen. Anfängliche Probleme, wie jene durch die unmodifizierte Programmierung von SCHÖBINGER (2002) hervorgerufenen Artefakte, (z.B. „unnötige Seitenäste“ im Sinne vorhandener bzw. fehlender Skelettpunkte, die das eigentlich assoziierte Skelett verfälschen; SCHÖBINGER, 2002) oder Verfälschung der Topologie (BULLMANN, 2008) könnten auf zu niedrige Abbildungsaufklärung infolge sehr kleiner Aufnahmeobjekte zurückgeführt werden. Diese verstärken bei binären Abbildungen das Störverhalten der „Sägezahnkontur“. Viele Algorithmen aus BULLMANN (2008) identifizieren während der Distanztransformation eine grobe Randkontur, hervorgerufen durch zu niedrige Auflösung und anschließender Wandlung in Binärdaten, als (lokale) Maxima und markieren die Koordinaten als Skelettpunkte. So entstehen die genannten Artefakte. Aus diesem Grund wurde das Prinzip der Distanztransformation zwar beibehalten, die Detektion der Skelettstruktur aber auf andere Art und Weise vorgenommen. Bei der Visualisierung der Distanzwerte als Höhenkarte wird die dreiarmige Verästelung ausgehend von einem Zentralpunkt (Aufsicht) deutlich (Abb. 29). Als Skelett und maßgebendes Strukturelement ist der Verlauf des „Berggrates“ (Siehe 3D Ansicht, Abb. 29) zu bewerten. Die mathematische Definition dieses Berggratverlaufes und der dafür nötigen Punkte lieferte das zentrale Analyseinstrument. Es wurde jeweils nach Krone (C_1), sinistralen Wurzellobus (C_2) und dextralen Wurzellobus (C_3) separiert, ohne Artefakte zu extrahieren. Die Berechnung der Distanztransformation musste dabei nach der euklidischen Metrik erfolgen (siehe BULLMANN, 2008).

Die Berechnung von $\{C_j\}$ ist in vier Teilbereiche aufgegliedert, dem jeweils ein Unterkapitel gewidmet ist. Wichtig vor deren Behandlung, ist die genaue Definition von C . Rückbesinnend zum Abschnitt 3.2 gilt:

$$Veraestelung \hat{=} \{C_j\}_i, i = Index\ Abbildung, j = 1, \dots, a \quad a = \#Aeste$$

mit

$$a_{Aufsicht} = 3 \wedge a_{Seitenansicht} = 2$$

Jedes Element C_j ist ein Tupel von Variablen,

$$C_j = \{\vec{r}_j, w_j, m_j\}$$

bestehend aus einem Richtungsvektor \vec{r}_j , einem Skalar für der Konturkrümmung w_j und einem Skalar für der Massivität m_j . Die Spezifizierung der Tupelemente ist Inhalt der folgenden Unterkapitel. Sie sind Berechnungsgrundlage vom Merkmalsvektor v_i .

2.3. Koordinatentransformation

Bei der Koordinatentransformation ist die Invarianz gegenüber Objekt-/Bildtransformation eine wichtige Voraussetzung bei der Merkmalskonzeption. Invarianz sollte bestehen gegenüber:

a) Farbraumverschiebung

Dies wird durch die Datenumwandlung von Farbwertabbildungen in Binärbilddaten gewährleistet.

b) perspektivischen Verzerrungen und Positionierungsungenauigkeiten, verursacht in der Wahl der Aufnahmesituation

Dieses Problem wird durch die standardisierte Aufnahmemethode weitestgehend unterdrückt, ein Restfehler bleibt aber bestehen. Allerdings ist dies nicht zu vermeiden und liegt im zu vernachlässigbaren Rahmen.

c) Skalierung und Translation

Eine Skalierung und Translation wird vorgenommen und im folgenden beschrieben.

Betrachtet man die Höhenkarte der Distanztransformationen in Abbildung 31, so entspricht der Gipfelpunkt des Höhenrückens einem globalen Maximum mit der Koordinate z_0 von dem aus eine triangulate Verästelung, bezeichnet als $\{C_j\}$, ausgeht. Aus dieser Darstellung resultiert die abgeleitete Koordinatentransformation vom kartesisch diskreten- zum Polarkoordinatensystem, mit dem Ursprung in z_0 .

Dieses Verfahren ist zum einen:

- a) translationsinvariant, weil der Koordinatenursprung in z_0 verschoben ist, und zum anderen
- b) skalierungsinvariant, weil ausgehend von z_0 die Ortung mittels Polarkoordinaten verläuft, wobei der Radius r_{z_i} auf $\max\{r_{z_i}\}$ normiert und somit relativ ist.

z_i ist keine skalare Variable, sie ist ein Tupel von eben solchen Elementen:

- Polarkoordination: Φ_{z_i}, r_{z_i}
- kartesische Koordination: x_{z_i}, y_{z_i}
- Wert der Distanztransformation: d_{z_i}
- Einheitsvektor vom Ursprung in Richtung $x_{z_i}, y_{z_i} : e_{z_i}$

Alle Variablen beziehen sich auf einen Punkt der Zahnabbildung, unabhängig der Koordination oder der Datensemantik, dazu folgende Rechenschritte (BOSE, 2013):

Prinzip der Transformation:

1. Bestimmung von z_0

$$z_0 = \{z_i | d_{z_i} = \max\{d_{z_i}\}\}, d_{z_i} = \text{Distanzwert}$$

2. Translation des Koordinatenursprung in z_0 und Abbildung auf Polarkoordinaten

$$f_{Polar}(p_{z_i} - p_{z_0}) = [r_{z_i}, \phi_{z_i}], p_{z_i} = [x_i, y_i]$$

3. Normierung der Radiuskoordinate

$$\hat{r}_{z_i} = \frac{r_{z_i}}{\max\{r_{z_i}\}}$$

Vereinfachend gilt:

$$\hat{r}_{z_i} = r_{z_i}$$

Anmerkung zur Unterscheidung von „Center of Gravity“ (p_{CoG}) und dem lokalen Maxima z_0 : Während die Koordinate p_{CoG} eindeutig lokalisiert, ist dies bei p_{z_0} nicht zwingend. Es gilt:

$$\text{card}\{z_i | d_{z_i} = \max\{d_{z_i}\}\} \geq 1$$

So ist es möglich, dass eine Distanztransformation bezüglich dem Werte d_{z_0} mehrere Koordinaten vorweist bzw. das nicht die eigentlich angenommene Koordinate darunter ist.

Empirische Tests ermittelten zwei wesentliche Problemsituationen:

a) Ausbildung von Punkthaufen

Die Ursache für die Ausbildung von Punkthaufen ist in einer Anomalie der Randkontur zu suchen. Die Fotografie der Zahnobjekte und folgende Normierung bei relativ niedriger Auflösung, kann die Ausbildung gerader, zur x oder y-Achse paralleler, Konturverläufe bewirken. In Verbindung mit der Charakteristika der euklidischen Metrik, (siehe BULLMANN, 2008), ergibt sich daraus folgendes Phänomen: Gegeben ist ein Bildausschnitt und die Situation, dass Distanzmetriken der Punkte im Ausschnitt zu Koordinaten des planen Konturverlaufs den minimalen Abstand zum Rand abbilden. Beschreibt nun ein Teil dieser Distanzwerte den größtmöglichen Randabstand der gesamten Distanztransformation, so resultiert dies in der Darstellung eines Punkthaufens anstelle eines lokalen Maximas. Die Problematik verschärft sich, je mehr die Randkontur einem Rechteck ähnelt (Abb. 30).

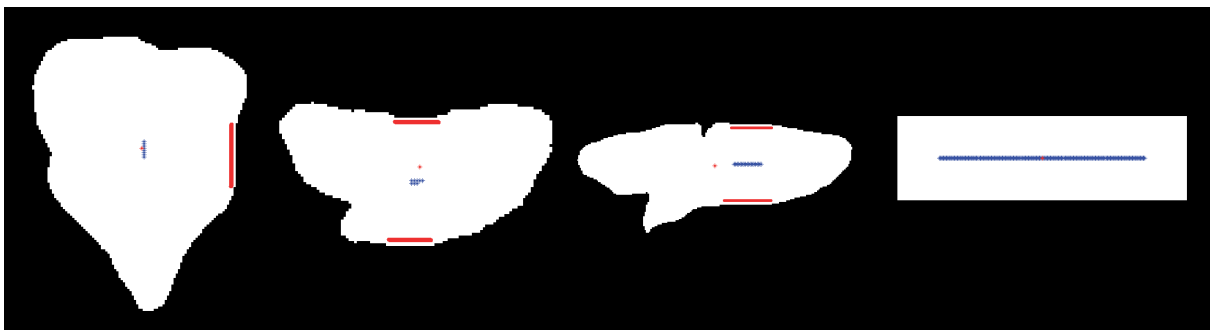


Abb. 30: Ausbildung von Punkthaufen (Stern,blau) bei Bestimmung von z_0 . Center of Gravity als Referenz illustriert (Stern,rot).

b) Versetzte Punktausbildung

Weist das Höhenprofil der Distanztransformation mehr als ein Maxima auf, gibt es also zwei identisch „hohe“ Gipfelpunkte, so resultiert dies im Vorhandsein mehrerer Koordinaten mit dem Wert $d_{z_0'}$ also mehrerer lokaler Maxima (Abb. 31).

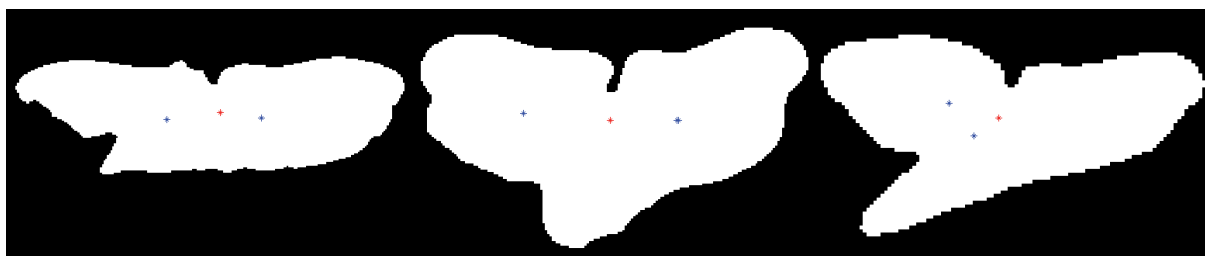


Abb. 31 Ausbildung versetzter Punkte (Stern,blau) bei Bestimmung von z_0 , Center of Gravity als Referenz illustriert (Stern,rot).

Behoben wurde das Problem durch neuerliche Bearbeitung der Bilddaten. Indem die Bilddaten der Binärbilder eine wesentlich höhere Auflösung und somit eine feinere Randkontur aufweisen, konnten die Anomalien vollständig eliminiert werden.

Die Koordinatentransformation ist aber nur eine Datenvorverarbeitung für den zentralen Arbeitsschritt: die Neukonzeption der Nachbarschaft.

2.4. Neukonzeption der Nachbarschaftsbeziehung

Verfolgt man der Verlauf des „Berggrates“ auf der Höhenkarte, so ergibt dieser in der Aufsicht das besagte Skelett. Die dafür benötigten Punkte stellen das Wertoptimum ihrer Umgebung dar, das bedeutet sie sind lokale Maxima ihrer Umgebung.

Dieser Grundgedanke ist gleich der Skelettierung in BULLMANN (2008). Jedoch ist die Bestimmung der Skelettpunkte im dort beschriebenen 4(8)er Nachbarschaftsverfahren anfällig für das Vorkommen „unnötiger Seitenäste“, vornehmlich aufgrund der Fehlklassifikation von Bildpunkten als „Teil des Berggrates“, die aber nicht zum eigentlich zu extrahierenden Skelett zugehörig sind. Prinzipiell unterscheidet man zwei Nachbarschaftskonzepte: Die 4er-Nachbarschaft, bei der nur die umliegenden Pixel in den vier Himmelsrichtungen einbezogen

sind und die 8er-Nachbarschaft, bei der auch die vier diagonalen Nachbarn eines Pixels, also alle acht „berührenden“ Pixel einbezogen sind (Lexikon der Fernerkundung, <http://www.fellexikon.info/lexikon-n.html>). Für die im Rahmen dieser Arbeit geforderte Anwendung ist die Definition von Nachbarschaft anders zu treffen. Der Verlauf eines „Berggrates“ lässt sich am besten durch Abtasten der positiven Steigung zu ihm und der negativen Steigung nach ihm beschreiben. Die Lokalisierung des (lokalen) Extremwertes, also des Maximums geschieht über die Extraktion des „Funktionsverlaufs“, demzufolge der Nachbarschaft. Bezogen auf die Distanztransformation entspricht dies der „Extraktion des Grauwertverlaufes“. Die hierfür nötige mathematische Herleitung bedient sich der zur Kantendetektion angewandten Gradientenverfahren nach WAGNER (2006). Die Detektion des Distanzskelettes durch die Interpretation der Grauwertverläufe ist der Erkennung von Kanten oder Linien ähnlich. Die Grauwertverteilung der Distanztransformation am Berggrat entspricht einer lokalen Kontraständerung (Abb. 32). Die allgemein übliche Parametrisierung von Kontraständerungen ist die Berechnung von Gradientenvektoren (BOSE, 2013). Ihr Betrag gibt Aufschluss über Stärke der Kontraständerung und somit Anhaltspunkte, ob eine Kante oder Linie abgebildet ist.

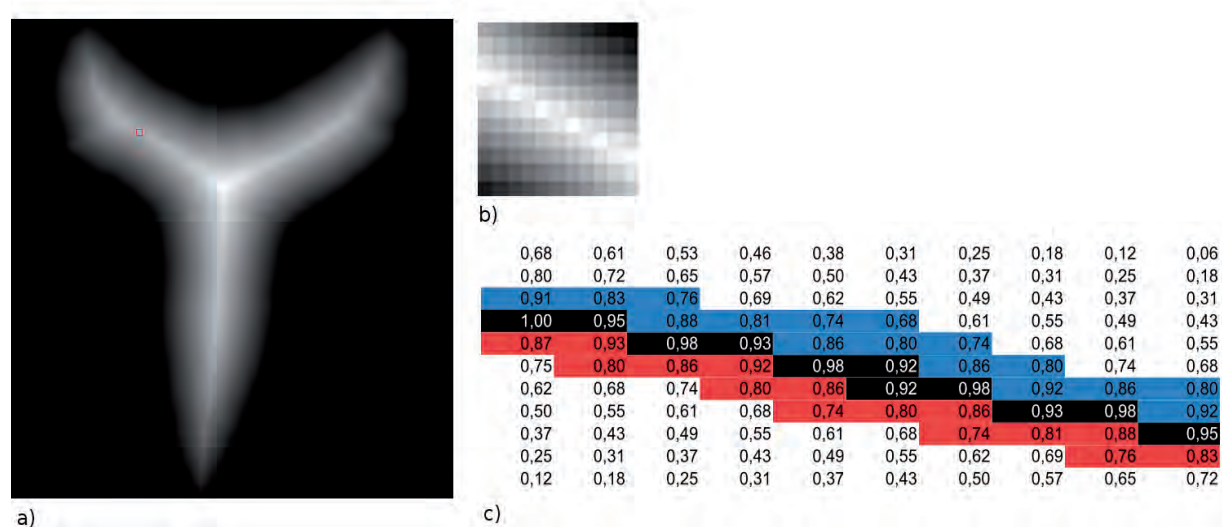


Abb. 32: Ausschnitt (b) von Distanztransformation (a) und Illustration des Kontrastverlaufs in Matrixschreibweise (c).

Die Stärke des Anstieges spielt dabei eine untergeordnete Rolle, entscheidend für die Lokalisierung des Berggrates, ist die Detektion von „Anstiegssänderungen“ (positiv zu negativ oder umgekehrt) im Gradientenbild, gekennzeichnet durch Vorzeichenänderungen im Werteverlauf.

Die Interpretation des Grauwertverlaufes hat möglichst senkrecht zu seiner Intensitätsänderung zu erfolgen, da der Gradientenvektor senkrecht zum Kanten- bzw. Linienverlauf bestmöglich Aufschluss über dessen Verlauf gibt.

Darüber hinaus sollte die Grauwertabtastung über die gesamte Breite des jeweiligen Skeletastes erfolgen, da dadurch eine „annähernd“ geradlinige Werteextraktion von bestenfalls 0 über ein Wertemaximum bis zum „gegenüberliegenden“ 0 indiziert wird. Auf diese Weise können „unnötige Nebenmaxima“, bedingt durch die angesprochene grobe Randkontur der Zahnabbilder, während der selektiven Maximumdetektion vermieden werden.

2.5. Werteextraktion

Nach der zentralisierenden Polarkoordinatentransformation mit sternförmiger Verästelung $\{C_j\}$ konnte eine annähernd orthogonal zum Berggrat verlaufende Werteextraktion durchgeführt werden, indem der Wertebereich der Radiuskoordinate von $[0,1]$ in einer festgelegten Schrittweite abgetastet und die Bildpunkte der Radien z_i zusammengefasst werden. Ringe mit (gestaffelt) unterschiedlichen Radien, die ihren Mittelpunkt im Koordinatenursprung haben, wurden auf die Abbildung projiziert und alle Bildpunkte, die von Ringen berührt werden, wurden extrahiert.

Dabei ist jeder Ring

$$R_j = \{z_i \mid (|r_{z_i} - r_{R_j}|) \leq c_{reell}\}, j = 1, \dots, N_{Ringe}$$

eine Menge von Punktelelementen z_i die sich nach seinem Radiusparameter zusammenfassen, zur genaueren Herleitung siehe BOSE 2013.

$$r_j = (1 - c_{Rand}) * \frac{j}{N_{Ringe}}$$

Die Zusammenfassung schließt mit der Sortierung nach der Winkelkoordinate ab. Ausgehend von einem Startwinkel Φ_{Start} werden alle zum Ring gehörigen Bildpunkt $z_i^{R_j}$, betreffend $\Phi_{z_i'}$ gegen den Uhrzeigersinn aufgereiht.

Der Sortierungsindex l innerhalb R_j . $\Phi_{\text{start}} = 0$ gilt universell.

Das Resultat ist die geforderte ganzheitliche, annähernd orthogonale Extraktion der Grauwertverläufe bzw. Berggrate (Abb. 33).

$$R_j = \left\{ z_i^l \mid (|r_{z_i} - r_{R_j}|) \leq c_{reell} \wedge \phi_{z_i^l} \leq \phi_{z_i^{(l+1)}} \right\}, l = 1, \dots, \text{card}(R_j)$$

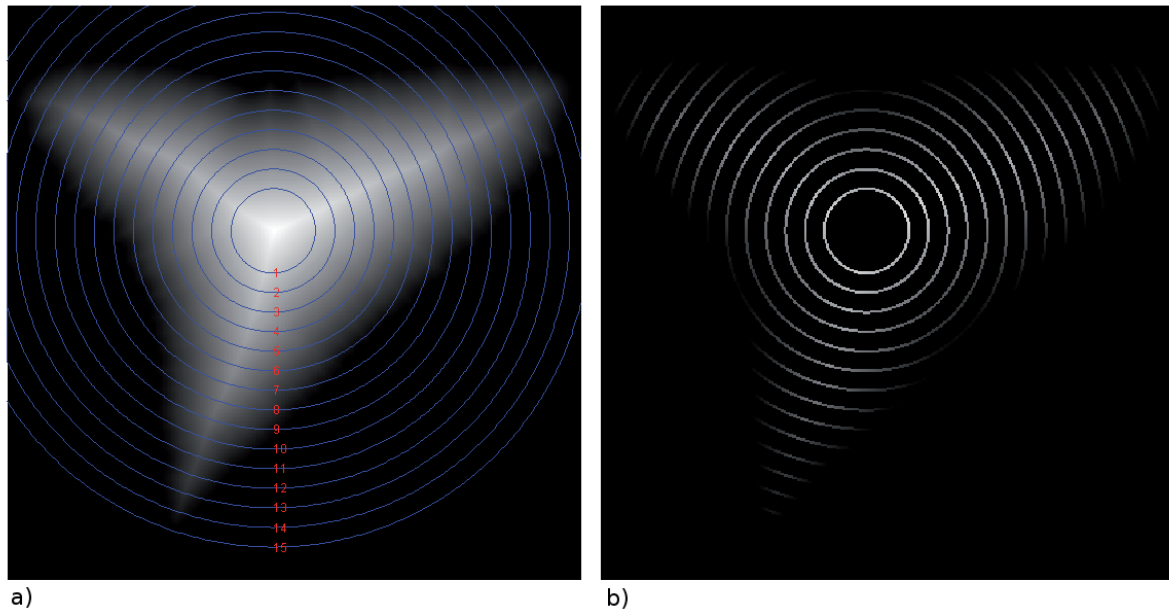


Abb. 33 Werteextraktion in Ringstaffelung (a) und Zusammensetzung der resultierenden Distanzwerte als Grauwertverlauf (b). Darunter Grauwertverlauf von Ring 4 (R_4)

2.6. Lokalisierung der (lokalen) Maxima

Zur Lokalisierung der lokalen Maxima wurde die Matlab-Anwendung „Peakfinder“ von YODER (2011) genutzt. Diese detektiert innerhalb stark verrauschter eindimensionaler Daten die Koordinaten der enthaltenen Extremwertpunkte zuverlässig.

Folgende Schritte werden in der Anwendung durchgeführt:

1. Berechnung der ersten Ableitung, Datengrundlage der Peak-Lokalisierung.
2. Lokalisierung der Indizes, wo aufeinanderfolgende Werte ihr Vorzeichen ändern.

Notation für „Peakposition“ mit i_p und „Valleyposition“ mit i_v .

3. Untersuchungsgegenstand ist immer das Intervall $[i_v, i_v+1]$. Entspricht die Amplitude zum Index i_p einem Schwellwertduo, so wird diese mit dem bisher maximalen Amplitudenwert des Intervalls abgeglichen und der Indizes des Maximalwertes als i_{Max} für die weitere Prozessierung vorgemerkt. Ist der Index i_v+1 erreicht, so lokalisiert die Koordinate zum Index i_{Max} ein (lokales) Maxima.

Neben einem globalen Amplitudenschwellwert existiert der selektive Amplitudenschwellwert. Der globale richtet sich nach dem Wert der Amplitude, lokalisiert in den Ausgangsdaten, somit orientiert er sich am Distanzwert. Der selektive Schwellwert berücksichtigt die Umgebung des Peak, speziell die Distanzwerte zu den Indizes i_v und i_v+1 .

4. Ausgabe sind die Indizes der Maxima, die mit der Koordinate z_i referenziert sind. Ihre Notation ist im weiteren z_i^{max} . Die Dateneingabe vom „Peakfinder“ Algorithmus ist eindimensional, was bedeutet, dass nur ein Teil von R_j relevant ist. Weitere Vorverarbeitungen, wie die Kompensierung der Redundanz, also der Mehrdeutigkeit von Punkthinformationen, hervorgerufen durch Punkthaufen, erfolgt durch die gemittelte Darstellung dieser Punkthaufen als einfache Punkte.

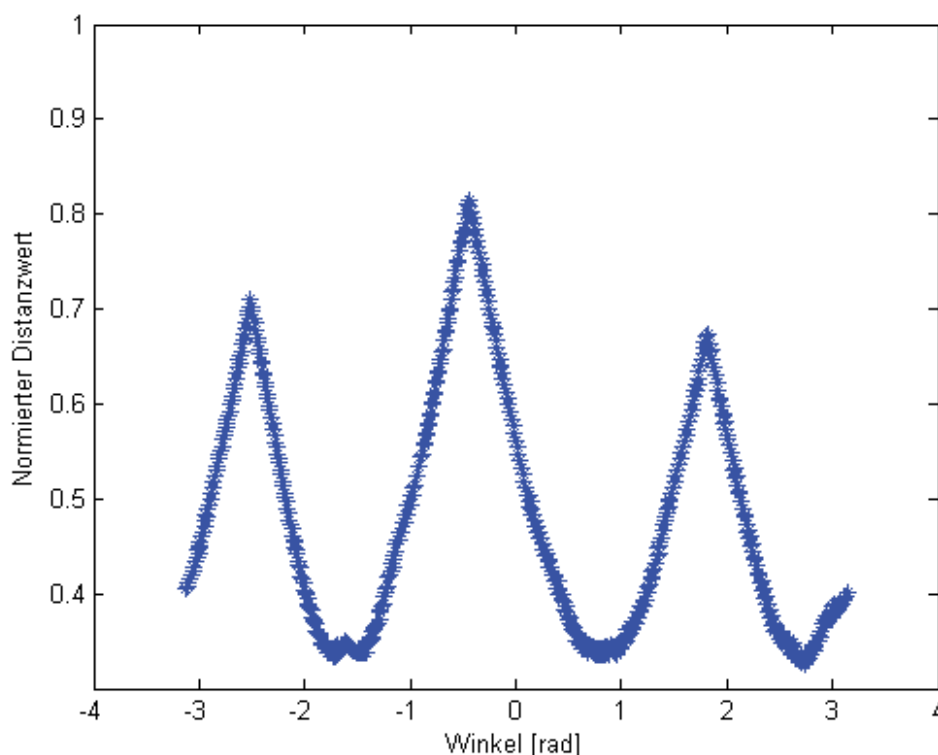


Abb. 34 Abbildung von Winkel und Distanzwert auf das kartesische Koordinatensystem, fehlerhafte Ausprägung von 4 Maxima

$$\delta_{R_j} = \left[d_{z_i}^{(l,1)} \dots d_{z_i}^{(l,k)} \right], \delta_{R_j} \in \mathbb{R}^k$$

Außerdem muss gewährleistet werden, dass die Maximumdetektion immer am Rand eines der Objektkäste beginnt. Im Diagramm beginnt der Werteverlauf im festgelegten Wellental, so dass nur drei Maximumkoordinaten resultieren. Der Funktionsverlauf von Abbildung 34 muss demnach nach rechts verschoben werden, da die vierte Maximumkoordinate ganz rechts eigentlich zum linken Anstieg gehört. Die Berechnung hierfür:

$$k_{min,1} \in \{k_{min,j} | d_{z_i}^{l,k_{min}} = \min\{d_{z_i}^{l,k}\}\}$$

Dem ersten Minimalelement von δ_{R_j} wird im weiteren k_{min} ausgewiesen. Die Werte bis zu k_{min} werden im temporären Vektor als letzte Werte ausgezeichnet.

$$\hat{\delta}_{R_j} = \left[\left[d_{z_i}^{(l,k_{min})} \dots d_{z_i}^{(l,N)} \right], \left[d_{z_i}^{(l,1)} \dots d_{z_i}^{(l,k_{min}-1)} \right] \right]$$

Anschaulich ist die Transformation, dass „Shiften“, also das Verschieben der Werte nach links (Abb. 37). Abbildung 35 visualisiert die detektierten lokalen Maxima (blau) je Ring δ_{R_j} .

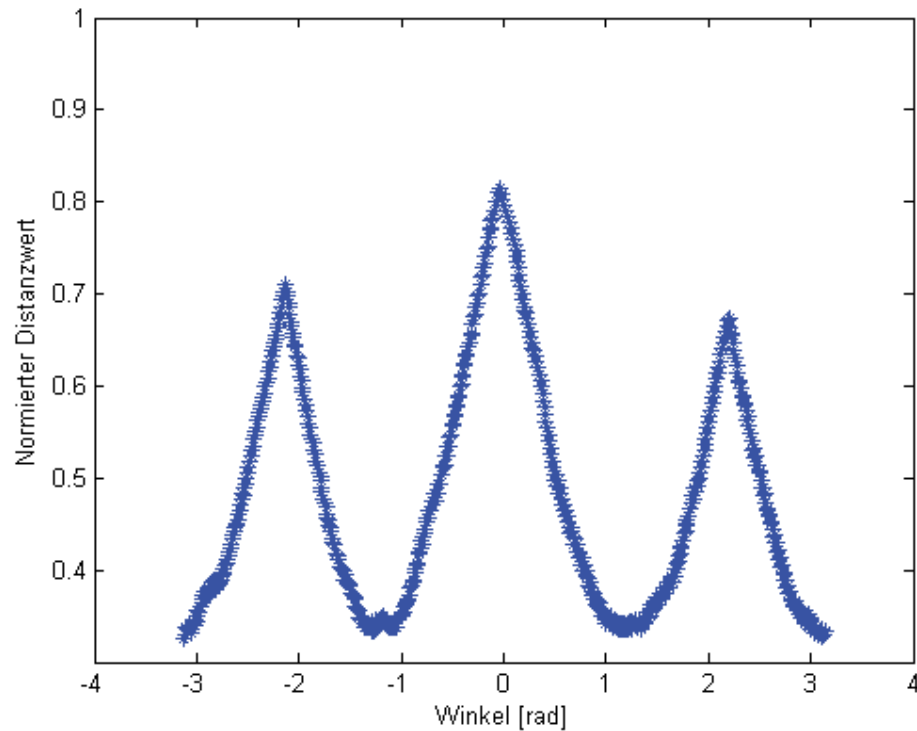


Abb. 35 „Geshifteter“ Werteverlauf zur Abbildung 36

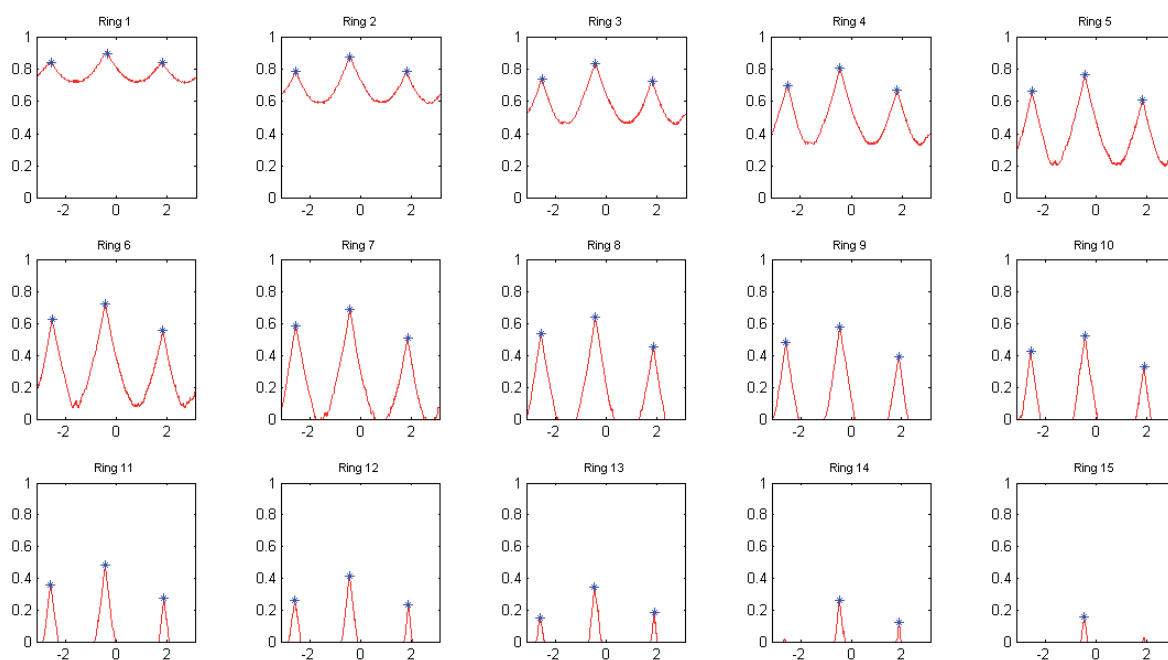


Abb. 36 Ergebnis vom Algorithmus „Peakfinder“ (YODER, 2011). Datengrundlage in Abbildung 33 dargestellt.

Rückprojiziert auf die Ausgangsdaten (Distanztransformation) ergibt sich folgendes Bild (Abb. 37):

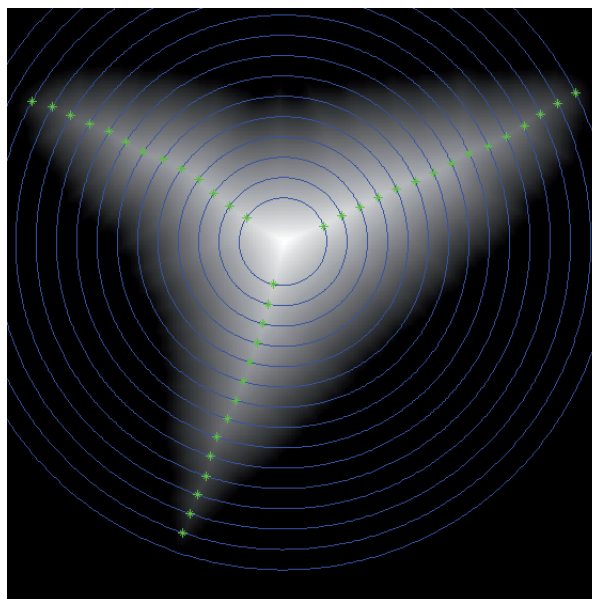


Abb. 37 Projektion der (lokalen) Maxima auf die Distanztransformation.

Das Phänomen des Rauschens, also unerwünschte Einflussfaktoren, welche die Bildverarbeitung stören, wurde umfassend analysiert, entsprechende Untersuchungen sind zusätzlich direkt der Arbeit von BOSE (2013) zu entnehmen, wobei sich auch in diesem Falle die Einflussgrößen im Wesentlichen auf die Auflösung der Bilddaten und die korrekte Ausprägung der Sternform beziehen.

2.7. Clustering der Extrema

Im letzten Schritt der Merkmalsextraktion müssen die verschiedenen lokalen Maxima im assoziierten Verbund beschrieben werden, um die Charakterisierung von $\{C_j\}$ zu gewährleisten. Dazu wird zunächst die Ausrichtung r_{C_j} bestimmt, die Grundlage aller weiteren Merkmale ist. Die als Verbund assoziierten z_i^{\max} treten mit gleicher bzw. gering unterschiedlicher Winkelkoordinate auf. Die Abbildung von Φ_{zi} in einem Histogramm bestätigt die Dichte der Punkte bezüglich dieser Merkmalsdimension (Abb. 38).

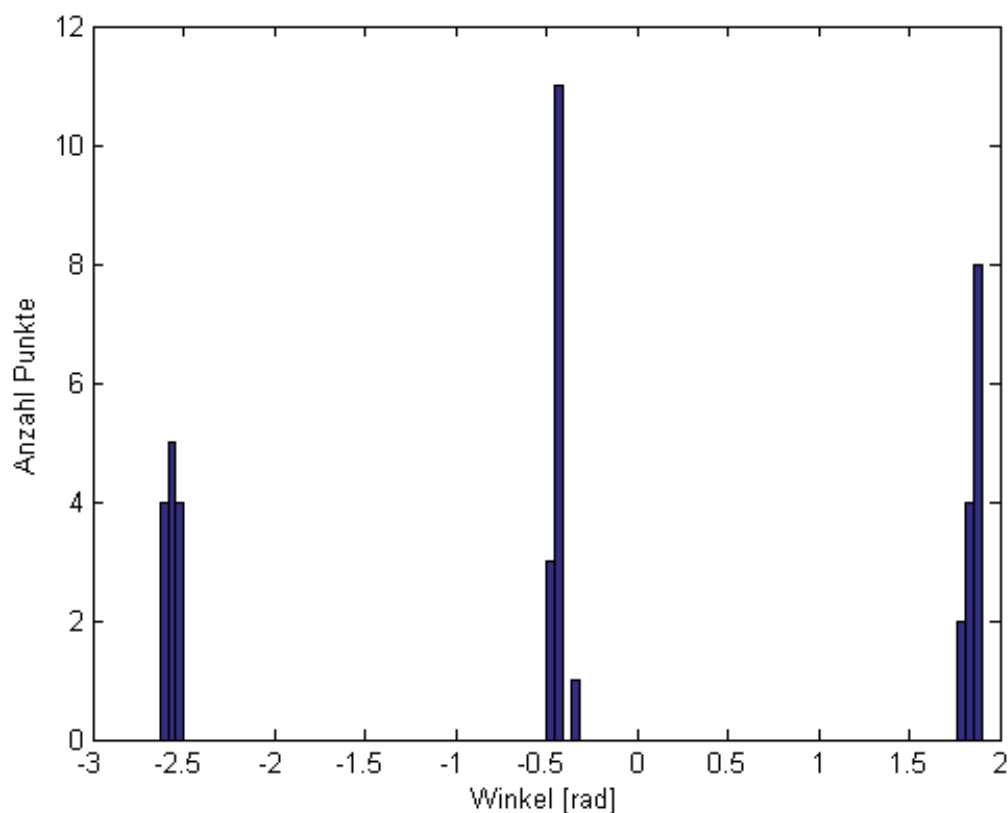


Abb. 38: Beispielhaftes Histogramm vom Wertetyp Φ_{zi} , die Dichte der Punkte bezüglich der Wertedimension wird bestätigt.

Die semantische Zusammenfassung (Clustering) der lokalen Maxima $\{z_i^{\max}\}$ als Berechnungsgrundlage von r_{C_j} stützt sich auf die Algorithmik der Matlab Anwendung DBSCAN von BUSCH (2005).

Die Arbeitsschritte von DBSCAN sind die folgenden:

- a) Die Datengrundlage von DBSCAN ist der Einheitsvektor e_{z_i} .
- b) Der Distanzparameter $\epsilon=0.2$ wurde basierend auf empirischen Untersuchungen der Wertedichte festgelegt (BOSE, 2013), siehe Abbildung 37. Der Parameter MinPts, der die (mindest-) Kardinalität der Nachbarschaft eines Punktes im Verbund vorschreibt, resultiert aus der Punktanordnung aus Abbildung 36. Die Anzahl der Ringe pro Staffelung wurde auf $N_{\text{Ringe}} = 15$ und die der MinPts = 2 festgelegt, diese Kombination hat sich in allen Tests bestens bewährt, um tatsächlich stets drei Äste pro Skelett zu erhalten.
- c) Die algorithmische Verarbeitung ist BUSCH (2005) zu entnehmen. Die Datenausgabe entspricht einer Menge von Clustern:

$$\{K_l\}, K_l = \{z_i^{\max}\} \wedge \text{card}\{K_l\} = \text{card}\{C_j\}$$

Die Berechnung von r_{C_j} erfolgt durch den Medianwert, deren Datengrundlage ist wiederum e_{z_i}

$$\vec{r}_{C_j} = \text{norm} \left(\begin{array}{c} \text{median}\{\hat{x}_{z_i}\}_{\dot{K}_j} \\ \text{median}\{\hat{y}_{z_i}\}_{\dot{K}_j} \end{array} \right), \dot{K}_j = \text{angepasst}(K_j)$$

Die Anpassung von K_j ist notwendig, da die variable Randkontur von Wurzellobus und Zahnspitze in ihrer Endstückausprägung einen störenden Einfluss auf die Merkmalsberechnung haben könnte und gewisse Strukturen, wie die rechteckige Form der Lobenenden, die Detektion von Ausreißerwerten verursachen.

Schließlich ist die Zuordnung von j als eine Art Richtungswegweiser notwendig, damit die richtige Zuordnung im Uhrzeigersinn erfolgen kann. Dazu muss ein Referenzwert aktiviert sein, der die Möglichkeit einer ungleichförmigen Zuordnung auf ein Minimum reduziert.

Es erfolgt die Unterscheidung je nach Ansicht:

für die Aufsicht: $\vec{r}_{ref} = \begin{pmatrix} -1 \\ 0 \end{pmatrix}$

und

für die Seitenansicht: $\vec{r}_{ref} = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}$

Bei einer derartigen Ausrichtung der Äste der Referenzvektoren können keine weiteren Skelettäste r_{C_j} in deren Umkreis vorkommen. Voraussetzung ist natürlich die zuvor normierte Objektausprägung und Ausrichtung. Die Koordination bei digitaler Pixelindizierung ist zusätzlich zu beachten. Vom Referenzvektor ausgehend, bildet der Winkel $\Phi(r_{C_j}, r_{ref})$, mit Drehrichtung „Uhrzeigersinn“, die Grundlage für die Zuordnung von j . Das Element mit dem minimalen Differenzwinkel besitzt den Index $j=1$ usw. Außerdem müssen die untersuchten Objekte der triangulaten Grundform entsprechen.

2.8 Abgeleitete Merkmale

Auf Basis der durch das Clustering zusammengefassten Werte der lokalen Maxima ist nun eine weitere Spezifizierung des Merkmalskomplexes der Skelettverästelung $\{C_j\}$ möglich.

2.8.1 Das Merkmal Proportion

Die Massivität der Zahnobjekte bzw. deren Abbild differenziert vor allem die monognathe Heterodontie von der Symphyse zur Kommisur. Sie wird anhand der Objektausdehnung auf ein Skalar abgebildet. Der zugewiesene Wert bei der Distanztransformation beziffert den minimalen Abstand zwischen Objektpunkt und Rand, gemäß angewandter Rechenvorschrift. Das Distanzmaß d_{zi}^{max} lässt sich abstrahiert als Dicke des Objektes an der Stelle z_i^{max} begreifen. Die Summation aller Werte

$$m_j = \sum_{z_i^{max} \in K_j} d_{z_i^{max}}$$

bezüglich eines Clusters K_j , gibt in Relation Ausdruck über die Proportion des Objektes.

Für die Aufsicht:
$$p = \frac{m_1 + m_3}{m_2}$$

Für die Seitenansicht:
$$p = \frac{m_2}{m_1}$$

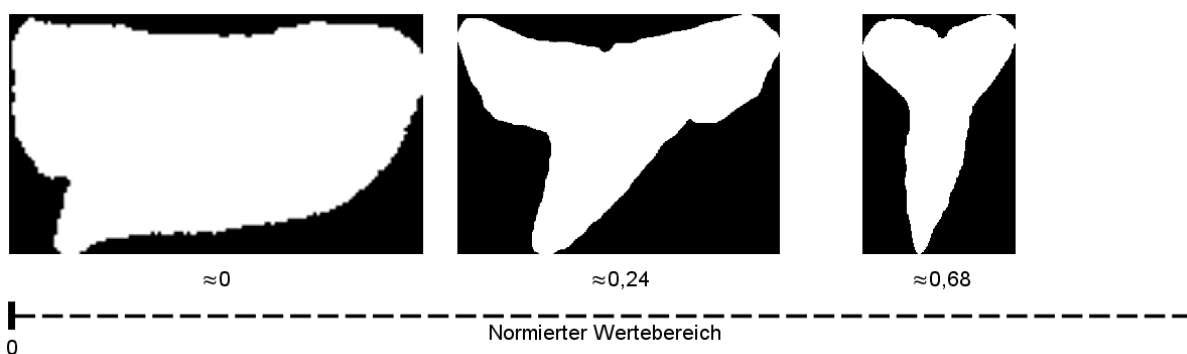


Abb. 39: Darstellung des Wertebereiches vom Merkmal Proportion

Da bei allen Berechnungen ohne Relation zur Objektgröße gearbeitet wurde und demnach ein objektiver Maßstab fehlt, ist der direkte Vergleich der Variablen m_j nicht möglich, das Verhältnis der Massivität von Wurzel zu Spitze lässt sich aber bestens analysieren. Am Beispiel der lingualen Aufsicht würde der Merkmalsvektor nach der Berechnung wie folgt aussehen:

$$v = [\vec{r}_{C_1} \ \vec{r}_{C_2} \ \vec{r}_{C_3} \ p \ \dots]$$

2.8.2 Krümmung der Randkontur

Die Krümmung der Randkontur bezieht sich auf sämtliche artunterscheidenden Merkmale wie Ausprägung von distaler und mesialer Schneidekante, Übergänge von Kronenschultern in Kronenspitzen oder Aufwölbung des basalen Wurzelbereiches. Und auch die aufrechte Krone bei Oberkieferzähnen im Gegensatz zur klauenartigen Form bei Unterkieferzähnen lässt sich über die Krümmung der Randkontur unterscheiden. Allerdings ist das hier gebrauchte Merkmal der Krümmung vom mathematischen Begriff zu differenzieren.

In der hiesigen Anwendung wird die Abweichung eines Werteverlaufes bzw. Konturverlaufes, begrenzt von Start und Endpunkt, gegenüber einer geraden Verbindung der Begrenzungspunkte beschrieben.

Die Abbildung 40 gibt dieses sehr anschaulich wieder.

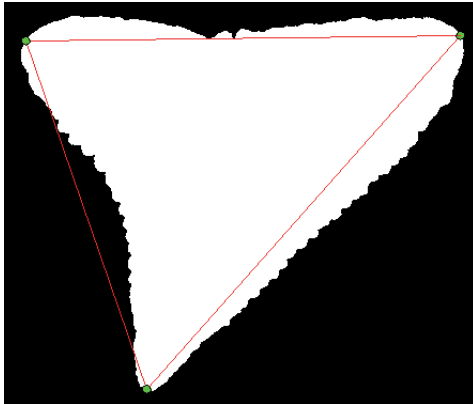


Abb. 40: Abweichung des Konturverlaufes von geraden, die äußersten Punkte des Zahnes, verbindenden Linien (rot).

Die Motivation seiner Berechnung ist aber gleich. Es ist die Formulierung eines Skalars als Maß der Krümmung. Zunächst müssen die Begrenzungspunkte definiert werden, zwischen denen der Konturabschnitt analysiert werden soll. Im Sinne der Sternform der Zahnabbildungen und erfolgter Koordinatentransformation, ist ein Konturabschnitt durch die aufeinanderfolgenden Winkel $\Phi(r_{C_j})$ bzw. $\Phi(r_{C_{j+1}})$ begrenzt.

Die Datengrundlage ist neben $\{r_{C_j}\}$ die Randkontur G_l der Abbildung Z_l . Die Bestimmung dieser, erfolgt nach dem Erosion-Verfahren einer Matlab Anwendung, basierend auf BURGER (2010). Auf die genaue Herleitung wird hier verzichtet und auf jene Arbeit verwiesen.

Unter der Annahme, das Φ_{C_j} die Winkelkoordinate eines Begrenzungspunktes ist, gilt es nun den tatsächlich vorhandenen Begrenzungspunkt zu finden.

Anhand von

$$\min |\phi_{C_j} - \phi_{z_i}|, z_i \in G_l$$

wird der Begrenzungspunkt gesetzt.

Es ist jedoch zu beachten, dass vor allem zahlreiche laterale Ansichten von Unterkieferzähnen nicht der Definition des Sterngebietes folgen, da deren Wertemenge eine konkave Einbuchtung besitzt. Sie entsprechen der mathematischen Definition einer nichtkonvexen Menge, bei der mehrere Randpunkte als Begrenzungspunkt in Frage kämen (Siehe Abb. 26).

Die Lösung ist die Ordnung der in Frage kommenden z_i nach ihrer Radiuskoordinate.

Zunächst muss definiert sein, welche z_i als Begrenzungspunkt in Frage kommen.

$$\{z_i\}_{\phi_{C_j}} \text{ mit } |\phi_{C_j} - \phi_{z_i}| \leq \Delta_\phi, z_i \in G_l$$

Die Definition der Winkelnachbarschaft Δ_ϕ ermöglicht die Situation

$$z_i^j \in \{z_i\}_{\phi_{C_j}}$$

mit z_i^j als vorgesehenem Randpunkt bezüglich C_j . Der Wert von Δ_ϕ ist spezifisch der Objektausdehnung:

$$\Delta_\phi = \arcsin \left(\frac{\sqrt{2}}{\min\{r_{z_i}\}} \right)$$

und beruht auf der Geometrie benachbarter Pixel in 8er-Nachbarschaft. Die Verbindungsstrecke zwischen Bildpunkt $p(x, y)$ und Nachbar $p(x+1, y+1)$ bildet die Gegenkathete mit dem Wert $\sqrt{2}$ (Pixelmetrik). Die Hypotenuse berechnet sich Anhand der Objektgröße, $\min\{r_{z_i}\}$. Durch die Berechnungsvorschrift wird jeder Randpunkt berücksichtigt, bei gleichzeitiger Datenreduktion. Die Berechnung ergibt folgendes Bild (Abb. 41):

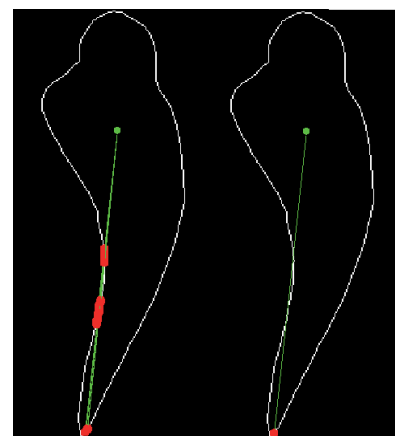


Abb. 41: Extraktion von Randpunkten (rot) als Vorauswahl für Begrenzungspunkte (links). Endgültiger Begrenzungspunkt (rechts).

Aus der Menge der in Abbildung 41 dargestellten Randpunkten, entspricht der Punkt mit dem maximalem Radius dem gesuchten Begrenzungspunkt eines Konturabschnittes:

$$z_i^j \text{ mit } r_{z_i^j} = \max\{r_{z_l}\}, z_l \in \{z_l\}_{\phi_{C_j}}$$

Es liegt nun je Verästelung C_j ein Begrenzungspunkt z_i^j vor. Der Werteverlauf zwischen zwei aufeinander folgenden Begrenzungspunkten auf der Randkontur G_l entspricht einem Konturabschnitt.

Extraktion Konturabschnitt:

Als nächstes müssen die Werte für den Konturabschnitt extrahiert werden. Der Konturabschnitt A_j als Teilmenge der Kontur G , $A_j \subset G$, ist bildlich begrenzt von den Punkten $[z_i^j, z_i^{j+1}]$, mit der Fallunterscheidung $[z_i^n, z_i^1]$ mit $n = \text{card}\{C_j\}$ (Ringverbund).

Die restlichen Punkte berechnen sich ähnlich dem Randextraktionsverfahren (Burger 2010) nach dem Konnektivitätskriterium (nach BOSE, 2013).

Punkte gehören dann zum Konturabschnitt $z_i \in A_j$, wenn:

$$A_j \subset G, z_i \notin \{A_l\} \text{ mit } l \neq j$$

und in ihrer 8er-Nachbarschaft ein Bildpunkt der Bedingung $z_i \in A_j$ entspricht. Alle Begrenzungspunkte sind von der ersten Regel ausgenommen.

Bei Erfüllung ist $A_l^{(t+1)} = \{A_l^{(t)}, z_i\}$ wobei Startpunkt $A_l^{(1)} = \{A_l^{(0)}, z_i^j\}$, $A_l^{(0)} = \emptyset$ ist. Zum Zeitpunkt $t=2$ ist nur ein Element aus der Nachbarschaft des Startpunktes zu wählen.

Für die weiteren Schritte erübrigt sich dies, da die Berechnung von G gewährleistet, dass die 8er Nachbarschaft nur ein Bildpunkt vorweist, der den Kriterien zu Anfang entspricht.

Den Endpunkt des Prozesses definiert die Detektion eines weiteren Begrenzungspunktes $A_l^{(n)} = \{A_l^{(n-1)}, z_i^1\}$, $l \neq j$. Ob es sich nun um den Konturabschnitt $(j-1)$ nach j oder j nach $(j+1)$ handelt, resultiert aus der generellen Drehrichtung der Winkelkoordinaten in $A_l^{(n)}$.

Normierung Konturabschnitt:

Die vorliegenden Unterschiede in der Kardinalität von A_1 und deren mittleren Ausrichtung, machen es notwendig, die Koordinaten der Elemente für den Abgleichsprozess zu normieren, dies dient im Weiteren auch der Anschaulichkeit. Die Abbildung 42 illustriert schematisch die Aufgabe der Normierung. Zusammenfassend besteht diese in der Transformation der globalen $z_i \in A_1$ Koordinaten in lokale Polarkoordinaten, mit rotiertem Winkelparameter.

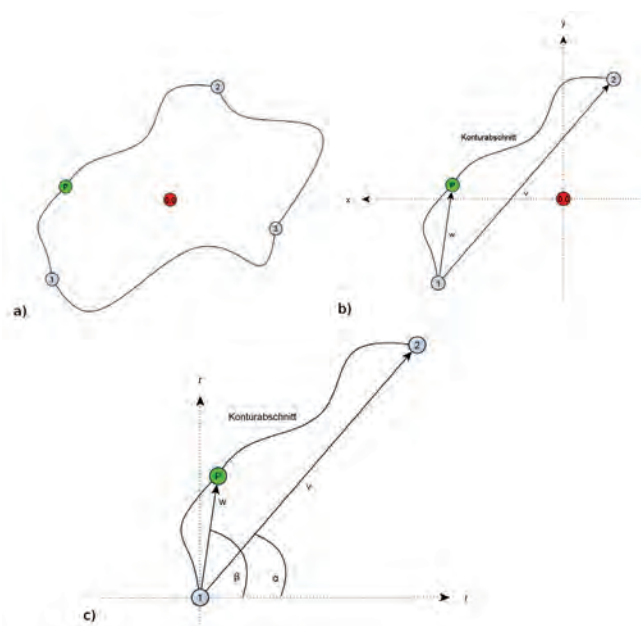


Abb. 42 Schemata der Kontur-Normierung. Koordinatenursprung (rot), Begrenzungspunkte (blau) und Konturpunkt (grün).

a) Datengrundlage ist A_1 , mit zwei Begrenzungspunkten 1 und 2, sowie den Konturpunkten, hier beispielhaft Punkt P.

b) Einleitender Schritt ist die Berechnung der Vektoren

$v : (z_i^j ; z_i^{j+1})$ und $w : (z_i^j ; z_i)$, $z_i \in A_1$.

c) Nun folgt die Koordinatentransformation mit dem Ursprung in z_i .

Die lokale Radiuskoordinate für z_i bzw. P ist $r_{z_i} = \text{norm}(w)$. Für die Winkelkoordinate ist die Drehung von v zu berücksichtigen:

$$\hat{\phi}_{z_i} = \phi_{\vec{v}} - \phi_{\vec{w}}$$

Das Resultat ist unter \hat{A}_j notiert. Die nachträgliche Normierung der Radiuskoordinate auf den Wertebereich $[0,1]$ sei obligatorisch und wird vorausgesetzt.

Ein weiterer Schritt ist die Quantisierung von \hat{A}_j , resultierend im Konturvektor k_j , der mit dem Parameter $quant$, als Quantisierungsauflösung, eine standardisierte Größe besitzt.

$$k_j(l) = \text{mittelwert} \left(\left\{ y_{z_i} | z_i \in \hat{A}_j^{\text{kart}} \wedge \frac{l-1}{quant} < x_{z_i} \leq \frac{l}{quant} \right\} \right), k \in [0,1]^{quant}$$

Die Quantisierung basiert auf dem kartesischen Äquivalent \hat{A}_j^{kart} der berechneten lokalen Polarkoordinaten. Der Zwischenschritt der Polarkoordination bei der Transformation ins lokale Koordinatensystem stellt eine praktikable und anschauliche Lösung dar.

Abbildung 43 illustriert alle Teilschritte bis einschließlich der Berechnung von k_j .

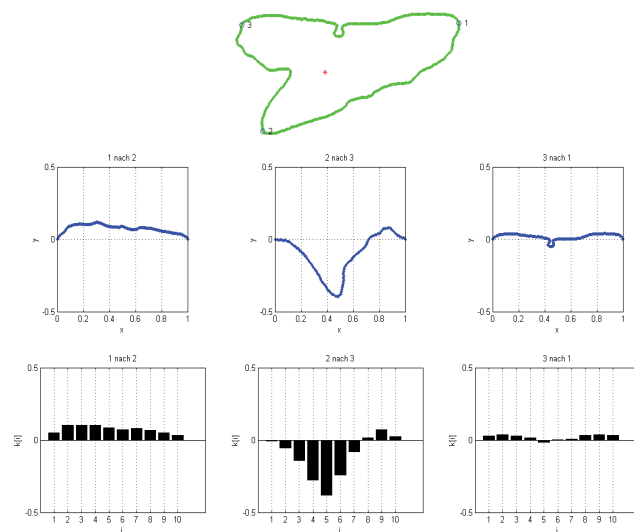


Abb. 43: Extraktion Konturabschnitt.
Oben: Kontur (grün) mit Begrenzungspunkten z_i (Kreis, blau) und z_0 (rot). Mitte: Konturabschnitte \hat{A}_j^{kart} . Unten: Konturvektoren k_j .

Die Krümmung stellt den Versuch dar, eine Datenmenge auf einem Skalar abzubilden, ohne die artspezifische-morphologische Aussagekraft zu verlieren. Das Verfahren ähnelt der Anwendung, wie sie schon beim Merkmal der Proportion angewendet wurde.

Umsetzung für w_j ist die Summation der Dimensionen von k_j .

$$w_j = \sum_{i=1}^{quant} k_j(i)$$

Im Rahmen dieser Arbeit wurde bereits mehrfach darauf eingegangen, dass der Konturverlauf einer Zahnabbildung, im Sinne eines konvexen, planen, konkaven oder sigmoidalen Charakters ein wesentlicher Faktor zur Artunterscheidung darstellt. Insofern hat auch dessen Beschreibung einen starken Einfluss auf das Klassifikationsergebnis. Die Summation ist in diesem Sinne eine einfache Verfahrensweise der Konturcharakterisierung.

Merkmal Krümmung (Bsp. Aufsicht):

$$v = [\vec{r}_{C_1} \ \vec{r}_{C_2} \ \vec{r}_{C_3} \ p \ w_1 \ w_2 \ w_3]$$

2.8.3 Unterstützende Merkmale

Unterstützend zu den bisherigen, sind noch allgemeine Merkmale formuliert. Ihre Aufgabe ist es, während der Merkmalsinterpretation problemspezifisch die Reihenfolge des Abgleichs zu „verfeinern“. Dies bedeutet, den Rang etwaiger Ausreißer (aus Sicht des Anwenders) herabzustufen.

Merkmal Bounding Box

Das Merkmal „Bounding Box“ beschreibt das Verhältnis von Breite zu Höhe des objekt-einfassenden Rechtecks (Bounding Box), dargestellt in Abbildung 44..

$$b = \frac{hoehe_{B_i}}{breite_{B_i}}, B_i = boundingbox(Z_i)$$

Abb. 44: Illustration des unterstützenden Merkmals „Bounding Box“, als objekt-einfassendes Rechteck mit dem Verhältnis von Höhe zu Breite, Links: $b \approx 0,57$; Rechts: $b \approx 0,34$



Merkmal Symmetrie

Das Merkmal „Symmetrie“ beschreibt den Überschneid bei XOR-Verknüpfung der linken und rechten Bildhälfte (Bounding Box), relativ zur Bildgröße (Abb. 45). Die Anpassung der Bildbreite bei $\text{mod}_2(\text{breite}_B)=1$ wird als Prämisse festgelegt.

$$s = 1 - \frac{1}{R * \frac{C}{2}} * \sum_{r=1}^R \sum_{c=1}^{\frac{C}{2}} \text{XOR}(B_i(r, c), B_i(r, C/2 + c)), R = \text{hoehe}_{B_i}, C = \text{breite}_{B_i}$$

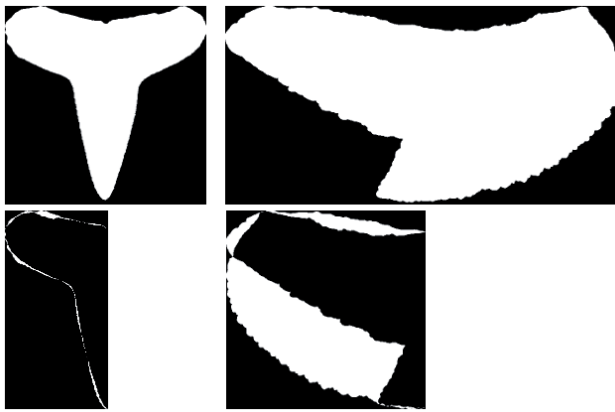


Abb. 45: Illustration des Merkmals „Symmetrie“. Überschneid bei XOR-Verknüpfung der linken und rechten Bildhälfte (Bounding Box), relativ zur Bildgröße. Links $s \approx 0,98$; Rechts $s \approx 0,67$

Merkmal Massivität

Das Merkmal „Massivität“ beschreibt das Verhältnis von Anzahl Objektpixel zu Gesamtpixelanzahl innerhalb der Bounding Box (Abb. 46).

$$m = \frac{1}{R * C} * \sum_{r=1}^R \sum_{c=1}^C B_i(r, c)$$



Abb. 46: Illustration des Merkmals „Massivität“, als Verhältnis von Anzahl Objektpixel zu Gesamtpixelanzahl innerhalb der Bounding Box. Links $m \approx 0,33$; Rechts $m \approx 0,76$

Zusammengefasst ergibt sich folgender Merkmalsvektor (Bsp. Aufsicht):

$$v = [\vec{r}_{C_1} \ \vec{r}_{C_2} \ \vec{r}_{C_3} \ p \ w_1 \ w_2 \ w_3 \ b \ s \ m]$$

2.9. Testlauf und Modifikationen

Nach Fertigstellung der verschiedenen Rechenroutinen zur Merkmalsextraktion und Zusammenfassung dieser in einem modularem Programm zur automatisierten algorithmischen Morphometrie (AAM), wurden verschiedene prägnante Zähne mit der AAM analysiert, um deren Funktionalität zu evaluieren. Es stellte sich heraus, dass der Abbildung des Krümmungsvektors auf Krümmungswert $k_j \rightarrow w_j$ feine artspezifisierende Details in den Merkmalsdaten eliminierte. Konturabschnitte, die im klassisch visuellen Vergleich zwar feine aber deutliche Unterschiede aufweisen, wurden nach der Datenreduktion mit einem fast gleichen Krümmungswert charakterisiert. Die Konturverläufe G2 nach G3 aus Abbildung 47 zeigen dies eindrücklich.

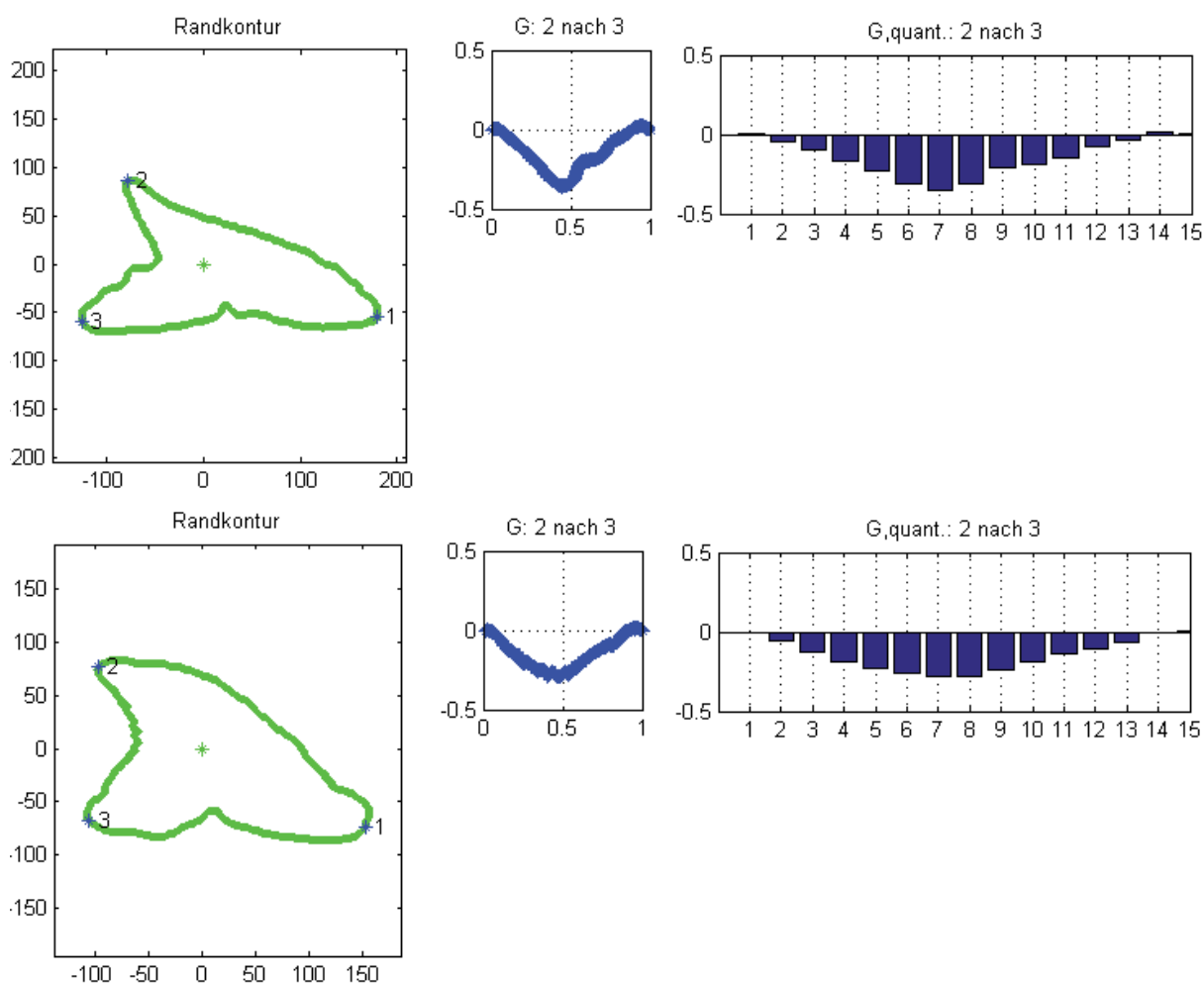


Abb. 47: Gegenüberstellung gleicher Konturabschnitte zweier Zahnobjekte. Oben: $w_2 = -1,3861$; Unten: $w_2 = -1,3859$; Wertebereich von w ist $[-2,122; 1,742]$

Die Ursache für diese Fehlinterpretation in der Bildverarbeitung ist in ihrer Verarbeitungskette zu finden: Die Rechenschritte von Digitaler Fotografie – Binarisierung – Konturabschnitt Quantisierung – Skalar, haben die Wirkung eines Tiefpasses. Die unzureichende Detailgenauigkeit der Datenextraktion eliminiert vor allem hochfrequente Datenanteile, so dass vor allem beim Konturabgleich, nicht die gewünschten Resultate zu erzielen sind. Die Tiefpasswirkung musste also derart reduziert werden, dass die Detailgenauigkeit zunimmt, die normierte Merkmalsinterpretation erhalten bleibt und auch die Komplexität der Datenmenge im vertretbaren Verhältnis bleibt.

Die notwendigen Modifikationen unterteilten sich in:

a) Merkmalsextraktion:

Die ursprünglich gewählte Abbildung $k_j \rightarrow w_j$ findet nicht mehr statt. Anstelle dessen wird der komplette Konturvektor als Teil des Merkmalsvektors betrachtet und jeweils nach dem Abschnitt-Indizes j separiert. Zudem wird je Cluster K_j ein in der Kardinalität und Wertebereich normiertes äquivalent \hat{K}_j berechnet und ebenfalls, separiert nach j , dem Merkmalsvektor beigelegt. Beispielhaft visualisiert ergibt sich folgendes Bild (Abb. 48):

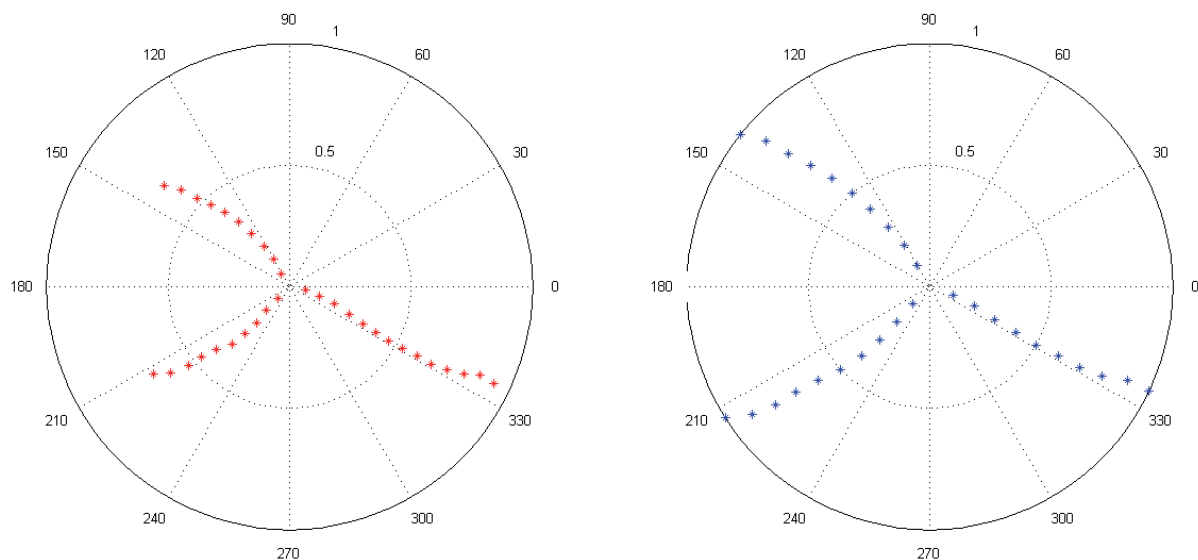


Abb. 48: Darstellung der Transformation von K_j zu einem in Kardinalität und Wertebereich normiertem Äquivalent $\{\hat{K}_j\}$. Links $\{K_j\}$ und rechts $\{\hat{K}_j\}$. Berechnungsgrundlage: „Prio.glau.weib.up.11-13107-5.png“

Im Ergebnis ergibt sich folgende Transformation (Bsp. Aufsicht):

$$\hat{v}_i = \left(\vec{k}_1 \ \vec{k}_2 \ \vec{k}_3 \ \hat{K}_1 \ \hat{K}_2 \ \hat{K}_3 \right)$$

b) Merkmalsinterpretation

Die Merkmalsinterpretation wird aus einer differenzierten Distanzmessung für \hat{K}_j und K_j berechnet. Die Distanz zweier Konturabschnitte resultiert aus der absoluten Differenz ihrer Konturvektoren.

$$\sum_{u=1}^{quant} \left| \vec{k}_{j,i}(u) - \vec{k}_{j,l}(u) \right|, Z_i \neq Z_l$$

Die Differenz der Ausrichtung (Cluster) ist die Abweichung der Winkelkoordinate

$$d(u) = \max \{a(u), b(u)\} - \min \{a(u), b(u)\} \quad a = \hat{K}_{j,i} \wedge b = \hat{K}_{j,l}, Z_i \neq Z_l$$

mit Fallunterscheidung:

$$d(a, b) = \sum_{u=1}^{quant} \min \{2\pi - d(u), d(u)\}$$

Die Berechnung von \hat{K}_j und K_j erfolgt mit einem jeweils eigenen Quantisierungsparameter quant.

3. Ausgabewerte der AAM

Die Kernaufgabe des Analyseprogrammes zur automatisierten algorithmischen Morphometrie (AAM) bestand darin, die wesentlichen zur Artunterscheidung carcharhinider Haizähne notwendigen morphologischen Merkmale, der Kontur einer jeden Zahnsilhouette, in linguale Aufsicht und lateraler Seitenansicht zu extrahieren und diese Merkmale in einem Merkmalsvektor zusammen zu fassen. Die automatisierte Rechenoperation ermöglicht auf diese Weise eine schnelle und jederzeit reproduzierbare Merkmalsanalyse und über den Abgleich der Merkmalsvektoren eine entsprechende Klassifikation der Zähne. Der berechnete Merkmalsvektor sei beispielhaft anhand der Bilddaten des Oberkieferzahnes mit der Positionsnummer 6, von *Carcharhinus longimanus*, Slg.Nr. US 232813-812, dargestellt (Abb. 49).

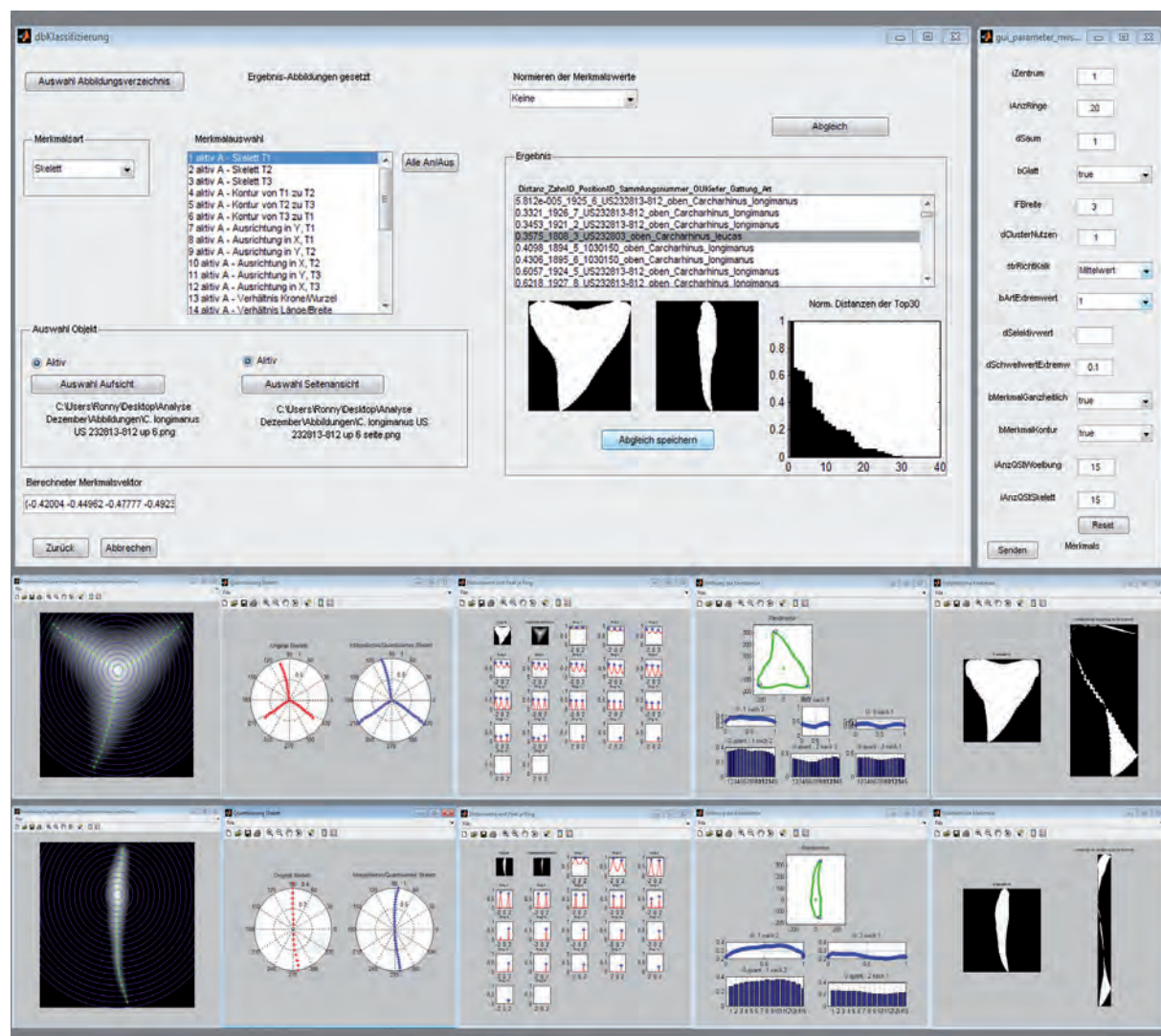


Abb. 49: Ein-/ Ausgabemaske der AAM für *Carcharhinus longimanus*, Slg.Nr. US 232813-812, up 6. Oben: Eingabemaske 'db Klassifizierung' mit Merkmalsauswahl, Wahl der Merkmalsart, Wahl der Objektansicht, Ergebnis als Rankingliste bester Treffer sowie Ausgabe des berechneten Merkmalsvektors. rechts daneben: Liste angewandter Berechnungsparameter (modifizierbar). Unten: grafische Ausgabe der berechneten Merkmalskomplexe für Aufsicht und Seitenansicht (Ringsegmentierung, Distanztransformation & Extrema; Quantisierung Skelett; Distanzwert & Peak je Ring; Wölbung der Randkontur; Ganzheitliche Merkmale, v.l.n.r.)

Sein Ausgabewert entspricht folgender Matrix für die Aufsicht:

```
{-0.42004 -0.44962 -0.47777 -0.49233 -0.50518 -0.52311 -0.53990 -0.55765 -0.57259 -0.57747
-0.57397 -0.56905 -0.58612 -0.59192 -0.60971 ;1.76173 1.75575 1.73975 1.73590 1.73943 1.74191
1.74375 1.75149 1.76033 1.77131 1.78290 1.79300 1.80571 1.81823 1.83162 ;-2.60693 -2.62093
-2.60434 -2.59631 -2.58645 -2.57828 -2.56983 -2.56052 -2.55669 -2.56158 -2.57071 -2.58152 -2.58142
-2.56636 -2.55588 ;}{0.34215 0.35697 0.35975 0.37072 0.37086 0.37307 0.35114 0.34316 0.35166
0.34564 0.34576 0.34372 0.33089 0.31165 0.27923 ;0.38400 0.36358 0.34199 0.33337 0.31563 0.30596
0.30268 0.31295 0.34388 0.37705 0.38732 0.39425 0.42295 0.40977 0.37817 ;0.40275 0.40426 0.40351
0.40048 0.38178 0.36269 0.34606 0.34077 0.34908 0.36420 0.37781 0.39443 0.39141 0.39292 0.36496
;}{-0.50407 0.86366 0.98052 -0.19640 -0.53329 -0.84593 0.52256 0.95607 0.88611 0.54973 ;}
```

und folgender Matrize für die Seitenansicht:

```
{1.54643 1.58163 1.59708 1.59148 1.58784 1.57688 1.57080 1.56767 1.56206 1.55309 1.53910
1.52416 1.50577 1.48748 1.47082 ;-1.50925 -1.51012 -1.50281 -1.49392 -1.48805 -1.48368 -1.47415
-1.45939 -1.44765 -1.44000 -1.43277 -1.42959 -1.42665 -1.43146 -1.43628 ;}{0.26418 0.29328 0.31242
0.32414 0.33247 0.33670 0.34503 0.35241 0.35145 0.36182 0.35786 0.34366 0.32127 0.29478 0.23756
;0.26389 0.25993 0.25598 0.25611 0.25420 0.24410 0.22788 0.21779 0.21063 0.20578 0.20362 0.20605
0.21640 0.22471 0.22485 ;}{0.99977 0.02156 -0.99464 0.10338 0.57920 0.18200 0.76290 0.64494 ;}
```

mit einer Kardinalität von 28

$$Z_i \in [0, 1]^{112 \times 112}, \text{card}(v) = 28$$

4. Merkmalsinterpretation

Der entscheidende und wichtigste Schritt bei der morphometrischen Analyse ist die Bewertung und Interpretation der durch die Merkmalsextraktion gewonnenen Merkmalskomplexe. Es gilt zum Einen zu prüfen, ob und in welchem Maße die extrahierten Merkmale tatsächlich die generischen und speziesspezifischen Charakteristika der Carcharhinidenzähne zweifelsfrei abbilden. Zum Anderen gilt es zu klären, inwieweit Faktoren der Heterodontie, gleichsam ob sie monognather, dignather, sexueller oder ontogenetischer Natur sind, definier- und abgrenzbar sind oder ob es



so starke inter- und intraspezifische morphologische Überschneidungen gibt, dass eine Differenzierung der Zähne nach Position und Spezieszugehörigkeit nicht möglich ist. Natürlich bleibt es auch das Ziel, die Verfahrensweise klassischer Taxonomie mit jener der Informatik zu verknüpfen, um die Klassifikation von Zahnabbildungen zu verbessern. Aber einer Klassifikation im Sinne der Zuordnung 'Instanz → Klasse' kann hier nicht mehr stattfinden, da die Eindeutigkeit der bisherigen klassisch-taxonomischen Klassifikation auf dem Prüfstand steht und deren Berechtigung evaluiert werden soll. Dieser Ansatz ist zentrale Motivation der vorliegenden Arbeit. Würde man jetzt die gewonnenen Merkmalskomplexe einfach wieder im Sinne klassischer taxonomischer Kategorien zuordnen, würde sich die ganze Verfahrensweise ad absurdum führen. Aus diesem grundsätzlich neuem Verständnis heraus kann und soll die Merkmalsinterpretation eine Form des Datenabgleichs mit Referenzdaten sein. Es war also Aufgabe der Anwendung nicht nur die Analyse der Zahnmorphologie in ihrer Objektivität zu verbessern, sondern mit ungleich höherer Priorität die bisherige Gruppierung und Gruppierungsverfahrensweise, im Sinne klassisch deskriptiv morphologischer Taxonomie, zu evaluieren. Die Referenzdaten für den Datenabgleich werden in der offenen Datenbank gespeichert, die zentrales Element der AAM ist. Jene Referenzzähne rekrutieren sich aus möglichst allen rezenten Spezies der Carcharhinidae, wobei besonderes Augenmerk auf die zweifelsfreie taxonomische Zuordnung zu legen ist. Darüber hinaus ist es wichtig eine breite Streuung an Daten zu erreichen. Das bedeutet, dass nach Möglichkeit alle ontogenetisch-sexuellen Kombinationsmöglichkeiten in die Datenbank einfließen müssen. Nur wenn Vertreter der verschiedensten Altersstadien beider Geschlechter und unterschiedlicher Habitate die Datenbank speisen, können auch klare und eindeutige Aussagen bezüglich ontogenetischer, sexueller und populationsspezifischer Heterodontie getroffen werden. Natürlich ist unmöglich, sämtliche Informationen dieser Art, für alle Vertreter der Carcharhinidae, im Rahmen dieser Arbeit zu gewinnen, ohne einen vertretbaren zeitlichen, logistischen und nicht zuletzt finanziellen Rahmen zu sprengen. Es sei daran erinnert, dass die Familie der Carcharhinidae 12 Gattungen und mindestens 53 Arten umfasst. Um nur jeweils eine komplette Kieferhälfte je Spezies und entsprechenden juvenil-adult-männlich-weiblich Kombinationen in die Datenbank zu implementieren, würde dies bedeuten, dass bei mindestens 13 Zahnreihen pro Kieferast, 2756 Einzelzähne zu präparieren, zu fotografieren und digital aufzubereiten sind. Dabei wären populationsspezifische Aspekte und innerartliche Varianz aber noch gar nicht betrachtet worden. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden insgesamt die Merkmalskomplexe von über 2340 Zähnen aus 41 Arten in die Datenbank überführt. Somit sind in jedem Fall objektive Aussagen zum artspezifischem Charakter der Zähne möglich. Je mehr klar taxonomisch definierte Zähne in die Datenbank eingehen, desto stabiler und statistisch sicherer werden die Klassifikationsergebnisse werden. Aus diesem Grund ist die Datenbank in offener Architektur angelegt, so dass diese zukünftig ständig erweitert werden kann.



4.1. Bauelemente der Datenbank

Die Bauelemente der Datenbank setzen sich wie folgt zusammen:

Das Tupel (Zahnobjekt)-Name setzt sich beispielhaft aus den Bezeichnungen (Gattung, Art, Alter, Geschlecht, Ober-/Unterkiefer Kieferposition) zusammen. Je nach Priorität können auch noch weitere Bezeichnungen hinzugefügt werden.

Der Abgleich ist an den euklidischen Minimum-Distanzklassifikator angelehnt:

$$d(\hat{Z}, Z_i) = \sqrt{(\hat{v} - v_i)^2}$$

Mit i als Abbildungsindex der Datenbank und \hat{Z} als zur Disposition stehende Zahnabbildung. Diese Art des Abgleich wurde überarbeitet. Näheres dazu am Ende des Kapitels (4.7. Problemspezifische Merkmalsauswahl).

Im Nachgang sind die Distanzwerte in aufsteigender Reihenfolge sortiert und jedes Z_i mit seinem referenzierten Namen ausgewiesen. Für den Abgleich ist ebenfalls eine Eingabemaske implementiert.

1) Aus Gründen der Sicherheit und um Redundanz an Daten zu verhindern, verwaltet die Datenbank immer nur eindeutige Abbildungsbezeichnungen. Jede Merkmalsinterpretation beginnt also mit der Zuweisung des Dateien-, bzw. Abbildungsverzeichnisses. Zwar ist für den Abgleich nur der Merkmalsvektor notwendig, die Illustration der zum Distanzwert zugehörigen Bilddatei ist aber durchaus hilfreich für die Ergebnissanalyse, ermöglicht sie doch eine direkte visuelle Kontrolle.

2) Innerhalb der AAM besteht die Möglichkeit diverse Berechnungsvorschriften, wie z.B. Fourier Deskriptoren, neben dem beschriebenen Skelett Deskriptor auf die Daten anzuwenden. Ebenso ist ein Vergleich der Merkmalstypen möglich. Mit der Anwahl der jeweiligen Merkmalsart öffnet sich das zugehörige Eingabefenster. Jede Merkmalsart besitzt ihre individuellen Parameter, die sich fallspezifisch anpassen lassen. Auch in diesem Punkt bleibt das Analyseprogramm offen und kann jederzeit modifiziert werden. Für gleichbleibende Ergebnisse sind vergleichbare Datensätze an Merkmalsvektoren notwendig, es ist also notwendig mit stabilen, definierten Parametern zu arbeiten.

Datenkomplexe aus der Berechnung mit unterschiedlichen Parametern der Merkmalstypen sind untereinander nicht vergleichbar, man kann aber objektspezifisch arbeiten und die Datenbank für die Anwendung auf andere Objekte, wie Zähne anderer Haifamilien oder anatomischer Elemente, wie Knochen oder Otolithen, modifizieren. Weitere Selektivität besteht in der Wahl der für den Abgleich genutzten Merkmalsdimensionen von v .

3) Im nächsten Schritt erfolgt die Zuweisung von \hat{Z} für die Aufsicht und/oder Seitenansicht. Die separate Analyse von Aufsicht und Seitenansicht ermöglicht die getrennte Beurteilung der artspezifischen Stärke und Charakteristik beider Ansichten. Darüber hinaus ist es möglich zu untersuchen, inwieweit sich beide Datenkomplexe ergänzen, indem sie die Artspezifik erhöhen oder ob sie sich gegenseitig behindern, indem sie diese in Kombination sogar abschwächen. Auch war es in einigen Fällen nicht möglich, zusätzlich zu den Bilddaten der Zahnaufsicht auch entsprechende Aufnahmen der lateralen Seitenansicht zu bekommen. Da die linguale Ansicht aber die stärkeren artspezifischen Attribute vorweist, kann nicht auf diese Daten verzichtet werden nur weil keine entsprechenden Lateraltaufnahmen vorhanden sind. In jedem Fall wird automatisch die Abbildung $f_{\text{AAM}}(\hat{Z}) = \hat{v}$.

4) Als nächstes folgt der Abgleich der Merkmalswerte mit der Datenbank. Nicht bei allen Merkmalswerten ist es möglich, ihren Wertebereich auf $[0,1]$ zu normieren. Um die Einflussnahme der Merkmale möglichst ausgewogen zu gestalten, stehen lineare- und zentralisierte Normierung der Standardabweichung zur Auswahl.

5) Als letztes folgt die Illustration der Distanzwerte in aufsteigender Sortierung, die mit dem referenzierten Bezeichnungstupel das Ergebnis kennzeichnen. Zu jedem Eintrag werden je nachdem ob Aufsicht und Seitenansicht vorhanden sind, auch die entsprechenden Abbildungen bereitgestellt. Das Balkendiagramm visualisiert die Ähnlichkeit der Datenbankabbildungen anhand normierter Distanzwerte. Ein Balkenwert von 1 abstrahiert in diesem Zusammenhang die hundertprozentige Übereinstimmung mit dem Referenzobjekt bei gegebener homologer Merkmalsauswahl.

4.2. Problemspezifische Merkmalsauswahl

In der Ausprägung $(\hat{v}_{\text{Aufsicht}}; \hat{v}_{\text{Seitenansicht}}]$ liegt die Kardinalität des Merkmalsvektors bei derzeit 28. Das bedeutet das 28 verschiedene Merkmale in die Berechnung mit einfließen. In dieser Hochdimensionalität ist es für den Anwender nicht nachvollziehbar, in welchem Maße ein-

zelne Merkmale Einfluss auf das Ergebnis besitzen.

Möglichkeiten die gewaltige Datenmenge zu reduzieren sind folgende:

- Zunächst wäre das Gütemaß für die Bewertung der Klassenunterscheidbarkeit auf Grund der gewählten Merkmale eine Möglichkeit, die Daten zu reduzieren, da aber keine Klassen formuliert wurden, ist diese Methode nicht anwendbar.
- Eine weitere Möglichkeit wäre die in der Morphometrie vielfach eingesetzte Hauptkomponentenanalyse. Im vorliegenden Fall würde eine Hauptkomponentenanalyse eine Rückschlussmöglichkeit und direkte Bezugnahme zwischen Zahnabbildung und entsprechendem Merkmalswert nicht mehr möglich machen. Die gewonnenen Daten wären im Ergebnis relativ undurchsichtig und schlecht nachvollziehbar. Aus Gründen der besseren Anwendbarkeit und Anschaulichkeit wird auf eine Hauptkomponentenanalyse verzichtet
- Die Abhängigkeiten der einzelnen Merkmalskomplexe sind bekannt und teilweise stark korreliert. Trotzdem besitzen sie aus taxonomischer Sicht spezifische Aussagekraft. Um die individuellen Einflüsse der Merkmale und deren Wirkung auf das Klassifikationsergebnis zu untersuchen, kommt eine Kovarianzanalyse in Frage.

Der letzte Ansatz führte zur Überlegung die Kardinalität des Merkmalsvektors variabel zu gestalten. Bei diesem Verfahren können stufenweise Merkmalsdimensionen der Berechnung des Distanzwertes hinzugefügt oder entfernt werden. Auf diese recht simple Art und Weise erhält der Anwender Rückschlüsse, inwieweit die verschiedenen Merkmale einen (art)-spezifischen Einfluss auf die Zuordnung haben. Die ersten Tests im direkten Anschluss an die Fertigstellung der AAM ergaben bereits Hinweise darauf, dass die Merkmalsextraktion ganz unterschiedliche Einflüsse bei verschiedenen Spezies haben kann, dass etwa die Merkmale der Kontur bei einigen Spezies bereits als Alleinstellungsmerkmal vollkommen ausreichen und bei anderen Spezies erst durch zusätzliche Analyse der Proportion von Wurzel zu Krone oder durch die Betrachtung der Symmetrie und Massivität entsprechend separierende Ergebnisse geliefert wurden. In diesem Sinne kann für jeden Zahn ganz individuell der maßgebende Merkmalskomplex herausgefiltert werden. Dies stellt ein wichtiges Instrument bei der zukünftigen Beurteilung der Zahnmorphologie dar. Das Wissen darüber, welche Attribute zur Bestimmung einer Art die entscheidende Rolle spielen, kann somit helfen die Spezies und deren stammesgeschichtliche Entwicklung besser zu verstehen. Welche Merkmale sind ursprünglich und welche erscheinen abgeleitet? Auf welche Attribute muss sich der Taxonom konzentrieren und welche können vernachlässigt werden. Diese Analysen sind aber bereits Bestandteil des folgenden Kapitels und dem soll an dieser Stelle nicht vorweg gegriffen werden.



4.3. Zusammensetzung des Merkmalsvektors

Die hier verwandte Symbolik ist unabhängig zu bisher gewählter. Der Begriff Merkmalsvektor ist aus mathematischer Sicht besser als Merkmalsmenge zu bezeichnen.

$$M = \{S, K, R, B\}$$

Die Definition des Inhalt dieser Menge wird im folgenden Abschnitt beschrieben.

a – Skelett

Symbolik: Das Skelett, Symbol S, ist Teilmenge von M $S \subset M$ und beinhaltet ebenfalls Unter-mengen: $S = \{V_1, V_i\}$, das Symbol V wird in dieser Erläuterung als allgemeine Symbolik für eine Menge genutzt, deren Inhalt aus reelwertigen Variablen besteht. Es entspricht dem, was man am ehesten als Merkmalsvektor annimmt.

Zu unterscheiden ist die Kardinalität von S, diese ist für die Aufsicht $card(S^A) = 3$ und für die Seitenansicht $card(S^S) = 2$. Hier drückt sich die beschriebene Verästelung bzw. Sternform aus.

Die Menge V setzt sich wie folgt zusammen: $V_i = [l_1, \dots, l_j], l_j \in \mathbb{R}$. Die Kardinalität von V richtet sich nach der Anzahl an Interpolationspunkten die bei der Normierung der Skelettpunkte, in Anzahl und Koordination, bestimmt wurden. Beispiel ist $card(V_i) = 15$.

Bezogen auf die digitale Aufsichtsabbildung eines Zahns beinhaltet V_1 die normierten Winkelkoordinaten, der im Verlauf der Berechnung ermittelten Skelettpunkte (lokale Maxima auf der Distanztransformation), vom Wurzellobus rechts. Die Normierung erfolgte bezüglich der Radiuskoordinate, Ausgangspunkt dafür war, dass jedes gefundene lokale Maximum durch Polarkoordinaten lokalisiert wurde. Die Speicherung der Radiuskoordinate fällt nach der Normierung weg, da sie sich aus dem Index von l_j ableitet. Es gilt zudem $l_j \in [0, 2\pi]$.

b – Kontur

Symbolik: Für die Kontur, Symbol K, gelten eigentlich die gleichen Ausführungen wie für S, nur dass die Elemente in V_i^K , Merkmalsvektor bezüglich eines Konturabschnittes, nicht die Koordinierung von Skelettpunkten beschreiben, sondern die y-Koordinatenwerte normierter Konturabschnitte. Die Kardinalitäten sind dementsprechend $card(K^A) = 3$ und



$card(K^S)=2$, ebenso ist die Anzahl an Elementen in V_i von der gewählten Anzahl an Interpolierungspunkten bei der Normierung der Kontur bedingt. Die Normierungswerte von Kontur und Skelett sind jedoch unabhängig.

Am Beispiel der Aufsicht, gibt V_1^K den Konturverlauf zwischen Wurzellobus rechts und Zahnkrone wieder.

c – Ausrichtung

Neben der Richtungsbeschreibung der Verästelung durch das Skelett ist in M noch eine reduzierte Koordinierung gespeichert. Definiert ist diese mit der Menge $R \subset M$. Auch hier gibt es wiederum die gleichen Untermengen V_i bzw. V_i^R . Es gilt $card(R^A)=3$ und $card(R^S)=2$.

Die Elemente V_i^R beschreiben in kartesischer Koordination die Ausrichtung einer Verästelung. Das bedeutet beispielhaft (Aufsicht): $V_1^R=\{x_1^0, y_1^0\}$ ist die mittlere Ausrichtung der gefundenen lokalen Maxima bezüglich Wurzellobus rechts. Die Werte sind als Einheitsvektoren gespeichert.

d – Sonstige Merkmale

In der Menge $B \subset M$ sind sonstige Merkmale abgelegt, deren Bedeutung in BOSE (2013) unter dem Punkt 4.2.4.3 beschrieben ist. Die Merkmale sind hier vereinfacht mit l_i substituiert und indiziert. Die Bezeichnung über das Symbol V , wie bei den vorhergehenden Merkmalen, entfällt, da V_i hierbei im Grunde nur einen einzelnen Wert symbolisiert und so die direkte Angabe als l_i ausreichend ist.

4.4. Distanzmessung der Einzelmerkmale

Die Distanzmessung der Einzelmerkmale geschieht folgendermaßen:

a – Skelett

Symbol: d^S ist die Distanz zweier Zahnobjekte gleicher Ansicht nur bezüglich ihres Skelettes. Als Beispiel soll die Distanzmessung auf den Vergleich zweier Wurzelloben (rechts) reduziert werden. Die Zahnobjekte sind mit O und P deklariert

Der Vergleich von V_1^O und V_1^P geschieht durch den Elemente-weisen Vergleich ihrer enthaltenen Winkelkoordinaten. Aufgrund der Problematik von Fallunterscheidung beim Vergleich von Winkelkoordinaten aus dem Wertebereich $[0, 2\pi]$ berechnet sich der Differenzwinkel der beiden Elemente wie folgt:

Schritt 1: Zwischenergebnis ist mit m_1 substituiert.

$$m_1 = \max(l_1^O, l_1^P) - \min(l_1^O, l_1^P)$$

Schritt 2: Zwischenergebnis ist mit m_2 substituiert.

$$m_2 = \min(2\Pi - m_1, m_1)$$

Schritt 3: Zusammengefasst bezüglich V_1^O und V_1^P ist

$$d_1^{S,(O,P)} = \sum_{j=1}^I m_{j,1} + m_{j,2}$$

Mit I ist hier die gewählte Anzahl an Interpolationspunkten bei der Skelettnormierung angegeben.

Die Distanz zwischen Objekt P und O gemessen anhand ihrer Skelettpunkte wäre somit die Summe

$$\sum_{i=1}^N d_i^{S,(O,P)}; N=3$$

b – Kontur

Hier ist die Berechnung einfacher, da die Fallunterscheidung wegfällt. Bezogen wieder auf den Vergleich zweier Wurzelloben (rechts) bedeutet dies, die Distanz ergibt sich als Summe der absoluten Differenzen der Elemente:

$$d_1^{K,(O,P)} = \sum_{j=1}^I |l_{j,1}^O - l_{j,1}^P|$$

Wobei I hier wiederum die Anzahl der gewählten Interpolationspunkte darstellt.

c – Ausrichtung und sonstige Merkmale

Bei diesen beiden Mengen wird die euklidische Distanz zum Vergleich genutzt. Gleiches Beispiel wie vorhergehend.

Für die Ausrichtung:

$$d_1^{R,(O,P)} = \sum_{j=1}^N \sqrt{(x_{j,1}^O - x_{j,1}^P)^2 + (y_{j,1}^O - y_{j,1}^P)^2}; N=3$$

Für die sonstigen Merkmale

$$d_1^{B,(O,P)} = \sqrt{\sum_{j=1}^M (l_{j,1}^O - l_{j,1}^P)^2}; M=3$$

Mit M der Anzahl der sonstigen Merkmale.

d – Gesamtdistanz

Die Gesamtdistanz ergibt sich als Summe der Einzeldistanzen:

$$d^{(O,P)} = d^{S,(O,P)} + d^{K,(O,P)} + d^{R,(O,P)} + d^{B,(O,P)}$$

Wichtig beim Abgleich eines Zahnobjektes mit der Datenbank ist folgendes:

Da der Wertebereich der Merkmale untereinander zwar nicht um Größenordnungen aber dennoch verschieden ist, wird vor der Summation der Einzeldistanzen zur Gesamtdistanz, diese jeweils auf einen Wertebereich von [0,1] normiert. Dies geschieht anhand der Einzelergebnisse der Datenbankinstanzen.

e – Mittlere Abweichung bezüglich der Distanz

Die Mittlere Abweichung bezüglich der Distanz dient der besserer Auswertung der verschiedenen Distanzwerte. Sagen wir N ist Anzahl der Instanzen die eine Selektion aus der Datenbank ergibt, so stellt sich die "mittlere absolute Distanz" (MAD), wie sie hier in Anlehnung an die mittlere absolute Abweichung definiert ist, bei der Differenzbildung eine Referenzinstanz U zu den N Datenbankinstanzen wie folgt dar:

$$MAD = \sum_{i=1}^N |d^{U,N_i} - \hat{d}^U|$$

mit

$$\hat{d}^U = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N d^{U,N_i}$$

als mittlere Distanz zu U.





Kapitel V

Ergebnisse und Auswertungen der AAM-Analyse





1. Merkmalsanalyse rezenter carcharhinider Selachierzähne mit Hilfe der AAM

Das folgende Kapitel stellt den eigentlichen Hauptteil der vorliegenden Arbeit dar. Die Ausführungen der letzten Kapitel lieferten im Ergebnis der AAM lediglich das Instrumentarium zur objektiven Merkmalsanalyse der carcharhiniden Selachierzähne. Die Anwendung der AAM gliedert sich dabei in zwei Teilgebiete. Zunächst werden die Zahncharakteristika der einzelnen Spezies zueinander betrachtet und entsprechend bezüglich ihrer Artspezifika beurteilt. Dabei sollen alle Aspekte der intra- und interspezifischen Heterodontie beleuchtet werden. In diesem ersten Schritt werden sowohl die einzelnen Zahnpositionen als auch die gesamte Kieferreihe von Ober- und Unterkiefer bezüglich ihres Differenzierungspotentials bewertet. Diese Bewertung diene auch der Evaluation von Datenbank und AAM, als Instrumente zur Speziesunterscheidung. Die rezenten Belege stellten dabei eine Art Testgruppe dar, mit deren Hilfe die Effektivität der Merkmalsanalyse und der anschließenden Spezieszuordnung untersucht werden konnte und entsprechende Einstellungen bei der Berechnung der Merkmalswerte vorgenommen werden konnten. Anschließend sollte festgestellt werden, welche Zähne die signifikantesten artunterscheidenden Attribute aufweisen und welche Zahnformen die meisten Probleme bei der Artzuweisung bereiten. Die Analyse gipfelt schließlich in der fallspezifischen Kategorisierung in Spezies mit eindeutigen artspezifischen Attributen und Spezies mit uneindeutigen und unspezifischen Attributen, deren Artzuweisung stets problematisch und interpretierbar sein wird. Im zweiten Teilabschnitt der Anwendung werden die zuvor gewonnenen Informationen mit den Bilddaten der fossilen Vertreter der Carcharhinidae abgeglichen. Dabei dient die Datenbank als Referenzpool mit klar definierten Einzelelementen. Nähere Verwandtschaft, sei es morphologisch oder taxonomisch, ergibt sich über den Distanzwert der fossilen Zahnform zu den Referenzobjekten der Datenbank. Je größer die Übereinstimmung desto größer ist eventuell die artliche, in jedem Fall aber die morphologische Verwandtschaft.

1.1. Vorüberlegungen zur AAM-Klassifizierung

Will man die Formmerkmale aller in der Datenbank enthaltenen Spezies bewerten, so kann man zunächst deren Distanzwerte in Form eines Diagrammes visualisieren. Als anschaulichste Möglichkeit wurde die Abtragung der Distanzwerte je Zahnposition und Spezies, bezogen auf einen Referenzwert gewählt. Als Referenzwerte stehen verschiedene Ableitungen zur Verfügung. Dies sind zum einen der Nullvektor, zum anderen der Gesamtmittelwert der Distanzwerte aller Zähne der Datenbank und zum dritten der Positionsmittelwert, also der Distanzmittelwert aller Zähne der



jeweiligen Kieferposition. Als Analysemodul wurde eine Eingabemaske in die AAM-Anwendung integriert, mit deren Hilfe die verschiedensten Vergleichskombinationen möglich sind (Siehe Abb. 50). Es können sowohl einzelne Spezies, in Abhängigkeit ihrer ontogenetischen, sexuellen, mono- oder dignathen Heterodontie miteinander verglichen werden, als auch ganze Gruppen. Zusätzlich lassen sich die Merkmalskomplexe, die zur Berechnung des Merkmalsvektors genutzt werden, variabel einsetzen. Somit ist es möglich, sowohl alle Merkmale gleichzeitig zur Anwendung kommen zu lassen, als auch schrittweise Merkmal für Merkmal zu- oder abzuschalten. Auf diese Weise lassen sich die individuellen Einflüsse der Merkmale für jede Spezies einzeln bewerten. Visualisiert man die Distanzwerte aller in der Datenbank enthaltenen Zähne in jeweils einem Diagramm pro Referenzwert, bezogen auf Gesamt- und Positionsmittelwert aller Distanzwerte bzw. den Nullvektor, und unterteilt in Ober- und Unterkiefer, so ergibt deren Darstellung auf den ersten Blick eine ziemlich diffuse und undurchsichtige Punktwolke (Abb. 51 und 52).

The screenshot displays the AAM analysis input mask with several labeled sections:

- A:** A list box containing 'Ontogenie', 'Fisch', 'Kiefer', and 'Zahn'.
- B:** A list box containing 'Sammlungsnummer' and 'OUKiefer'.
- C:** A list box containing 'oben', 'unb.', and 'unten'.
- Mengen Verknüpfung:** Radio buttons for 'And' and 'Or'.
- Selektion zuweisen:** A button below sections A, B, and C.
- Berechnung erfolgreich:** A status message.
- D:** A section for creating new instances, including a 'Name Instanz' list box, an 'Instanz erstellen' button, and an 'Instanz entfernen' button.
- E:** A 'Merkmalsauswahl' list box containing 16 items, such as '1 aktiv A - Skelett T1', '2 aktiv A - Skelett T2', '3 aktiv A - Skelett T3', and '16 aktiv A - Massivität'. Below it is an 'Alle An/Aus' button.
- F:** A 'Referenzobjekt' list box containing 'Nullvektor', 'Zahnobjekt', 'Gesamtmittelwert', and 'Positionsmittelwert'.
- Zusammensetzung Diagrammpunkte:** Radio buttons for 'Einzelwerte' and 'Mittelwert'.
- Analysieren:** A button to the right of the diagram composition options.
- Zurück:** A button at the bottom right.
- Abbrechen:** A button at the bottom right.

Abb. 50: Eingabemaske der spezifischen Merkmalsanalyse. A - C Auswahlmöglichkeiten der Testkombination. Es können neben den Spezies auch Einzelzähne, Sammlungsnummern, Geschlechter, Altersangaben und Kiefer (oben, unten), bzw. Kieferpositionen gewählt und frei miteinander kombiniert werden. D dient der Definition der Instanzen, z.B. Instanz 1 = *C. leucas*, Instanz 2 = *C. longimanus* u.s.w. oder Instanz 1 = alle Vertreter von *Carcharhinus*, Instanz 2 = alle Vertreter von *Rhizoprionodon* u.s.w. E selektive Merkmalsauswahl. Es können alle Merkmale oder beliebige Merkmalskombinationen, für Auf- und/oder Seitenansicht, gewählt werden. F Wahl der Referenzwerte gegen die die berechneten Distanzwerte grafisch abgetragen werden.

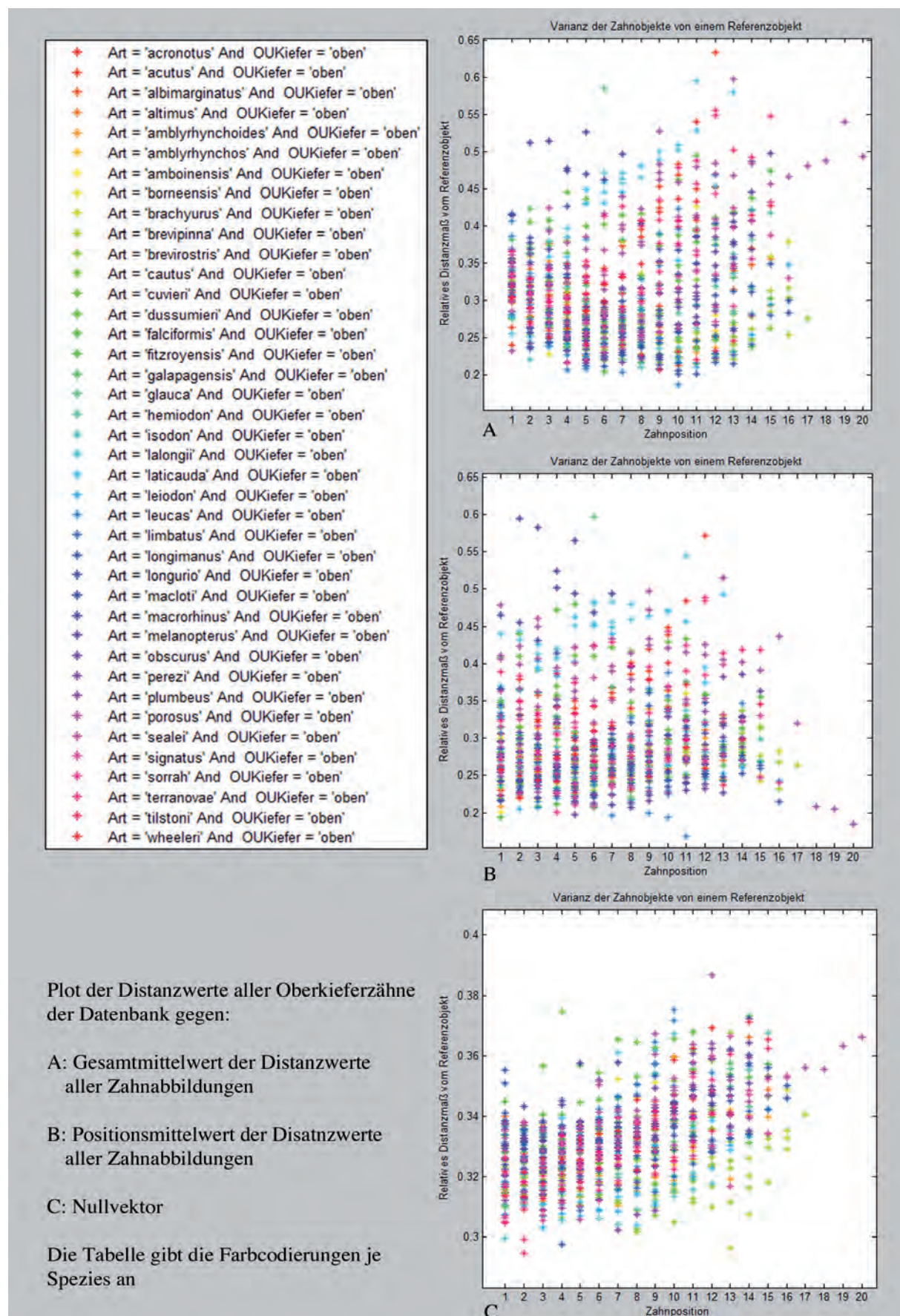


Abb. 51 Datenplots der Distanzwerte aller Oberkieferzähne, abgetragen gegen Gesamtmittelwert, Positionsmittelwert der Disatnzwerte aller Zahnabbildungen sowie gegen den Nullvektor.

Dies erscheint wenig überraschend, da Punktdaten von über 2300 Einzelwerten sich in einer einzigen Darstellung nur schwerlich differenzieren lassen. Betrachtet man aber die Punkteverteilung etwas genauer, so wird man deutliche Tendenzen im Bezug auf Differenzierung bzw. Abgrenzung einzelner Spezies und deren individueller Punktecluster erkennen. Das Differenzierungsvermögen verbessert sich weiterhin deutlich, wenn man für jede Spezies alle Distanzwerte pro Kieferposition mittelt und diese zu einem, visuell den Kieferverlauf darstellenden Graphen, verbindet. Durch die gebotene Rechenvorschrift, werden zum einen die Punktdaten zusammengefasst und somit die Übersichtlichkeit erhöht, und zum anderen die Einflüsse störender Ausreißer minimiert. Die resultierenden Plots aller Distanzmittelwerte je Kieferposition und Spezies erlauben nun schon ein wesentlich übersichtlicheres Bild. Deutlich lassen sich nunmehr die Graphen verschiedener Spezies separieren.

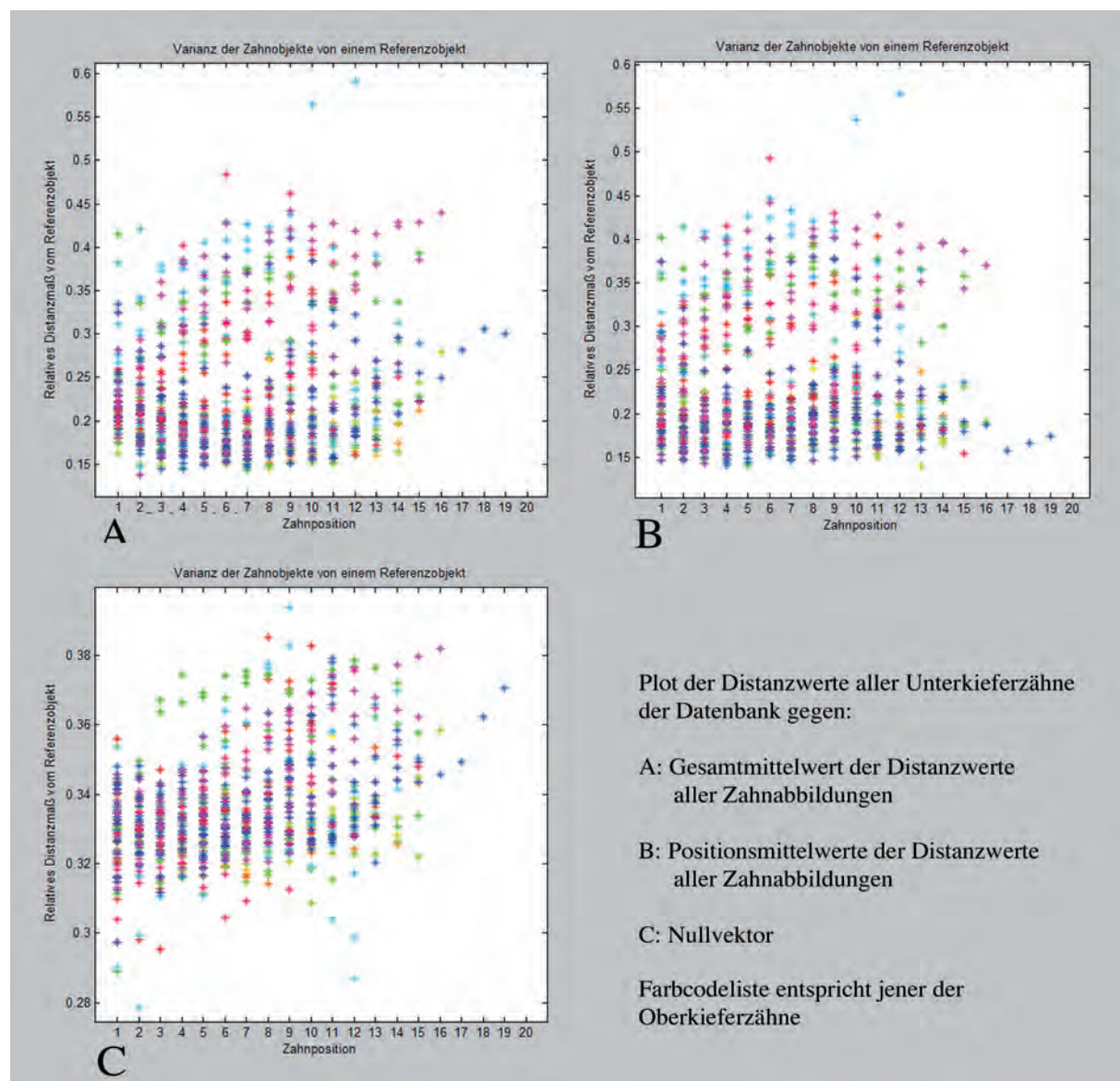


Abb. 52 Datenplots der Distanzwerte aller Unterkieferzähne, abgetragen gegen Gesamtmittelwert, Positionsmittelwert der Distanzwerte aller Zahnabbildungen sowie gegen den Nullvektor.

Dazu ist anzumerken, dass beim Referenzobjektvergleich der Distanzwerte der Einzelzähne je Kieferposition gegen den Gesamtmittelwert aller Kieferpositionen bzw. gegen die Positionsmittelwerte aller Zähne, eine deutliche Verschiebung der Graphen jener Spezies, mit besonders hohen Einzelnachweisen, zur X-Achse erfolgt. Dies ist darauf zurückzuführen, dass jene Arten auch wesentlich höheren Einfluss auf die Mittelwertberechnung haben, da sie schlicht mehr Elemente zur Berechnung beitragen. Die Diagramme aus Abbildung 53 zeigen die Separierung der Speziesgraphen eindrucklich. Besonders auffällig sind dabei die Kurvenverläufe von *Prionace glauca*. Zum einen scheint der Wert für Kieferposition 6 des Oberkiefers deutlich aus dem Gesamtbild des Kiefers zu fallen. Da jene Spezies aber nur durch einen Vertreter in der Datenbank enthalten ist, und nicht aus gemittelten Einzelwerten mehrerer Exemplare besteht, empfahl sich eine Überprüfung dieses Ausreißerzahn.

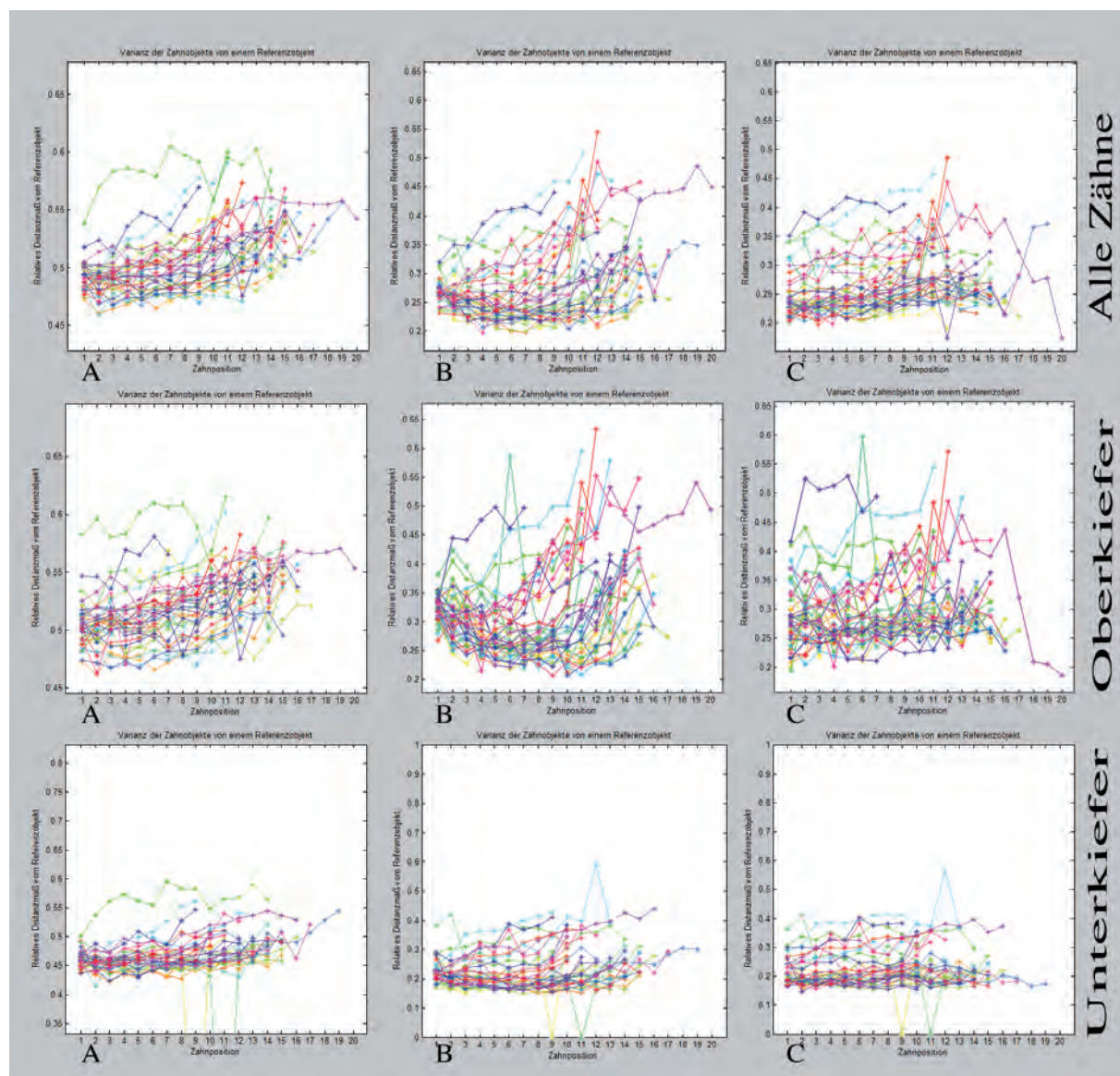


Abb. 53: Datenplots der gemittelten Distanzwerte aller Zähne, sowie getrennt nach Ober- und Unterkiefer.

Es zeigte sich, dass das in der Abbildungsdatenbank für diese Position hinterlegte Binärbild, auf dessen Grundlage die Berechnung erfolgte, beschädigt war und somit der untypische Distanzwert aufgrund fehlerhafter Binärdaten zustande kam. Das Programm hatte schon in dieser ersten Untersuchungsphase seine Leistungsfähigkeit unter Beweis gestellt und jene fehlerhafte Darstellung detektiert.

Die beschädigte Bilddatei wurde anschließend ersetzt und schon fügte sich auch jene Kieferposition harmonisch in das Bild des Kieferverlaufes ein. Ein weiterer Problempunkt zeigte sich auf der Distanzwertanzeige von Unterkieferposition 11, ebenfalls bei *Prionace glauca*. Hier erscheint der Punkt auf der X-Achse. Dies ist darauf zurückzuführen, dass für diese Position kein Zahn vorhanden ist und somit dieser Distanzwertabgleich auf Null gesetzt, der Graph aber trotzdem mit diesem Wert verbunden wurde. In jedem Fall konnte festgestellt werden, dass die Analyse mittels AAM auch schon in diesem einfachen Modus funktionierte.

Um die Unterscheidungsmöglichkeiten weiter zu verbessern, empfahl es sich aber, zusätzlich eine a priori Vorauswahl und Gruppierung unter verschiedenen Aspekten vorzunehmen. Betrachtet man zunächst, die jeder Spezies eigenen Formattribute aus den morphologisch-taxonomischen Beschreibungen der rezenten Carcharhinidae (Siehe Kapitel 3), lassen sich ohne weiteres morphologische Großgruppen separieren, deren Formeigenständigkeit sich auch in der Verteilung aus Abbildung 53 ergibt.

Im Einzelnen sind dies:

- *Leucas*-Gruppe
- *Macloti*-Gruppe
- *Sealei*-Gruppe
- *Acronotus*-Gruppe
- *Melanopterus*-Gruppe
- *Isodon*-Gruppe
- *Cuvier*-Gruppe
- *Rhizoprionodon*-Gruppe

Die einzelnen Vertreter pro Gruppe führt folgende Tabelle auf:

Leucas-Gruppe mit:	Mac-Gruppe mit:	Seal-Gruppe mit:	Mela-Gruppe mit:	Iso-Gruppe mit:	Cuvier-Gruppe mit:	Rhizo-Gruppe mit:
<i>Carcharhinus albimarginatus</i>	<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i>	<i>Carcharhinus borneensis</i>	<i>Carcharhinus brachyurus</i>	<i>Carcharhinus amblyrhynchoides</i>	<i>Galeocerdo cuvier</i>	<i>Loxodon macrorhinus</i>
<i>Carcharhinus amboinensis</i>	<i>Carcharhinus cautus</i>	<i>Carcharhinus dussumieri</i>	<i>Carcharhinus melanopterus</i>	<i>Carcharhinus brevipinna</i>	<i>Prionace glauca</i>	<i>Rhizoprionodon acutus</i>
<i>Carcharhinus galapagensis</i>	<i>Carcharhinus fitzroyensis</i>	<i>Carcharhinus sealei</i>	<i>Carcharhinus porosus</i>	<i>Carcharhinus isodon,</i>		<i>Rhizoprionodon landii</i>
<i>Carcharhinus leucas</i>	<i>Carcharhinus hemiodon</i>	<i>Carcharhinus sorrah</i>	<i>Carcharhinus tilstoni</i>	<i>Carcharhinus limbatus,</i>		<i>Rhizoprionodon longurio,</i>
<i>Carcharhinus longimanus</i>	<i>Carcharhinus leiodon</i>	Acro-Gruppe mit:	<i>Carcharhinus wheeleri</i>	<i>Negaprion brevirostris</i>		<i>Rhizoprionodon porosus,</i>
<i>Carcharhinus obscurus</i>	<i>Carcharhinus macroti</i>	<i>Carcharhinus acronotus</i>				<i>Rhizoprionodon terranovae,</i>
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	<i>Carcharhinus perezi</i>	<i>Carcharhinus altimus</i>				<i>Scoliodon laticauda</i>
	<i>Carcharhinus signatus</i>	<i>Carcharhinus falciformis</i>				

Tabelle 1: Auflistung der morphologischen Großgruppen und deren Mitglieder

Die Unterscheidungs- oder Zuordnungskriterien der einzelnen Großgruppen werden in den jeweils folgenden Abschnitten noch näher beleuchtet. Zunächst sollen aber erst einmal die durch die Analyse mittels automatisierter algorithmischer Morphometrie gewonnenen Distanzdaten für jede Großgruppe dargestellt werden. Abbildung 54 zeigt neben der graphischen Verteilung der gemittelten Distanzwerte pro Großgruppe, zusätzlich die Punkteverteilung der Distanzwerte aller Spezies, geordnet nach deren Großgruppenzugehörigkeit.

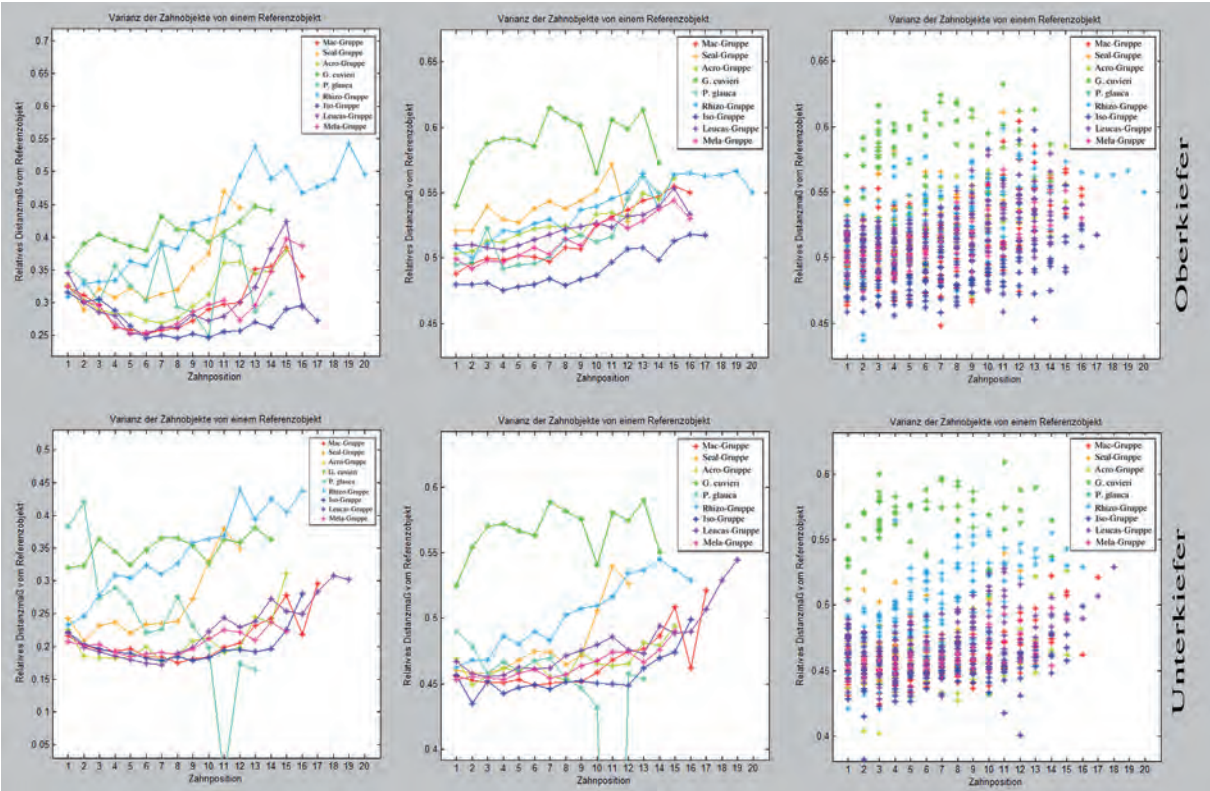


Abb. 54: Datenplots der gemittelten Distanzwerte aller Großgruppen.

Im Gegensatz zu den vorhergehenden Darstellungen, zeichnen sich nun die einzelnen Gruppen wesentlich besser voneinander ab. Am deutlichsten separieren, abgetragen gegen den Nullvektor als Referenz, die Zähne der *Cuvier*-Gruppe gegen die *Iso*-Gruppe, wobei anzumerken ist, dass auf Grund der sehr ähnlichen, schlecht differenzierbaren Morphologie der Ober- und Unterkieferzähne von *Galeocерdo cuvier*, alle Zähne dieser Spezies in die Berechnung mit eingeflossen sind. Dazwischen die Vertreter der *Rhizo*-Gruppe, um deren Kurvenverlauf sich die anderen Großgruppen mehr oder minder parallel scharen. Auffällig sind die sehr homogenen und geradlinigen Kurvenverläufe der *Macloti*-Gruppe, *Melanopterus*-Gruppe, *Acronotus*-Gruppe und *Leucas*-Gruppe. Die geringsten Unterschiede bezüglich der Distanzwerte zeigen die Kurvenverläufe von *Macloti*- und *Melanopterus*-Gruppe, direkt flankiert von *Leucas*- und *Acronotus*-Gruppe. Betrachtet man die Anzahl der in die Berechnung jeder einzelnen Gruppe mit eingeflossenen Distanzwerte, so wird deutlich, dass der jeweilige Kurvenverlauf bei Gruppen mit hoher Wertedichte wesentlich geradliniger ist, als bei Gruppen mit geringerer Datenmenge. Dies war aus statistischer Sicht auch zu erwarten. Je mehr Daten in die Berechnungen mit einfließen, desto besser werden die Charaktere der jeweiligen Gruppen und die fließenden Übergänge der Zahnformen von Symphyse zur Kommisur präsentiert. Daten statistischer Ausreißer werden bei hoher Wertedichte gefiltert. Als besonders herausragendes Beispiel für fließende Formübergänge dient der Kurvenverlauf von *Prionace glauca*, einer Art, die aufgrund ihrer allein stehenden Formmerkmale eigentlich zur *Cuvier*-Gruppe sortiert wurde. Dessen ausgeprägte dignathe Heterodontie erlaubte jedoch keine gleichzeitige Darstellung mit den in Ober- und Unterkiefer relativ uniformen Zähnen von *Galeocерdo*. Da für *Prionace* nur ein Individuum zur Präparation vorgelegen hat, beschränkt sich dessen Wertepool lediglich auf die Einzelzähne der jeweiligen Kieferposition. Im Resultat steht trotzdem ein relativ gleichmäßiger Kurvenverlauf, der deutlich gegen die anderen Großgruppen separiert ist. Dem gegenüber steht der Kurvenverlauf der *Borneensis*-Gruppe für etwas ungleichmäßigere Formübergänge. Dies ist der etwas inhomogenen Zusammensetzung der Gruppe im Bezug auf die enthaltenen Zahnformen geschuldet, bei der *Carcharhinus borneensis* etwas Abseits der anderen drei Spezies steht und darüber hinaus von wenig Individuen entsprechende Daten in die AAM mit eingegangen sind. In den folgenden Abschnitten werden die einzelnen Großgruppen und deren Mitglieder separat mittels automatisierter algorithmischer Morphometrie analysiert und deren artspezifischen morphologischen Merkmale heraus gefiltert.

1.2 Morphometrische Großgruppenanalyse

1.2.1. Die *Leucas*-Gruppe

Zur *Leucas*-Gruppe gehören, neben dem namensgebenden *Carcharhinus leucas*, durchweg Spezies, deren Oberkieferzähne sehr kräftige und spitzschaufelförmige Kronenspitzen aufwei-

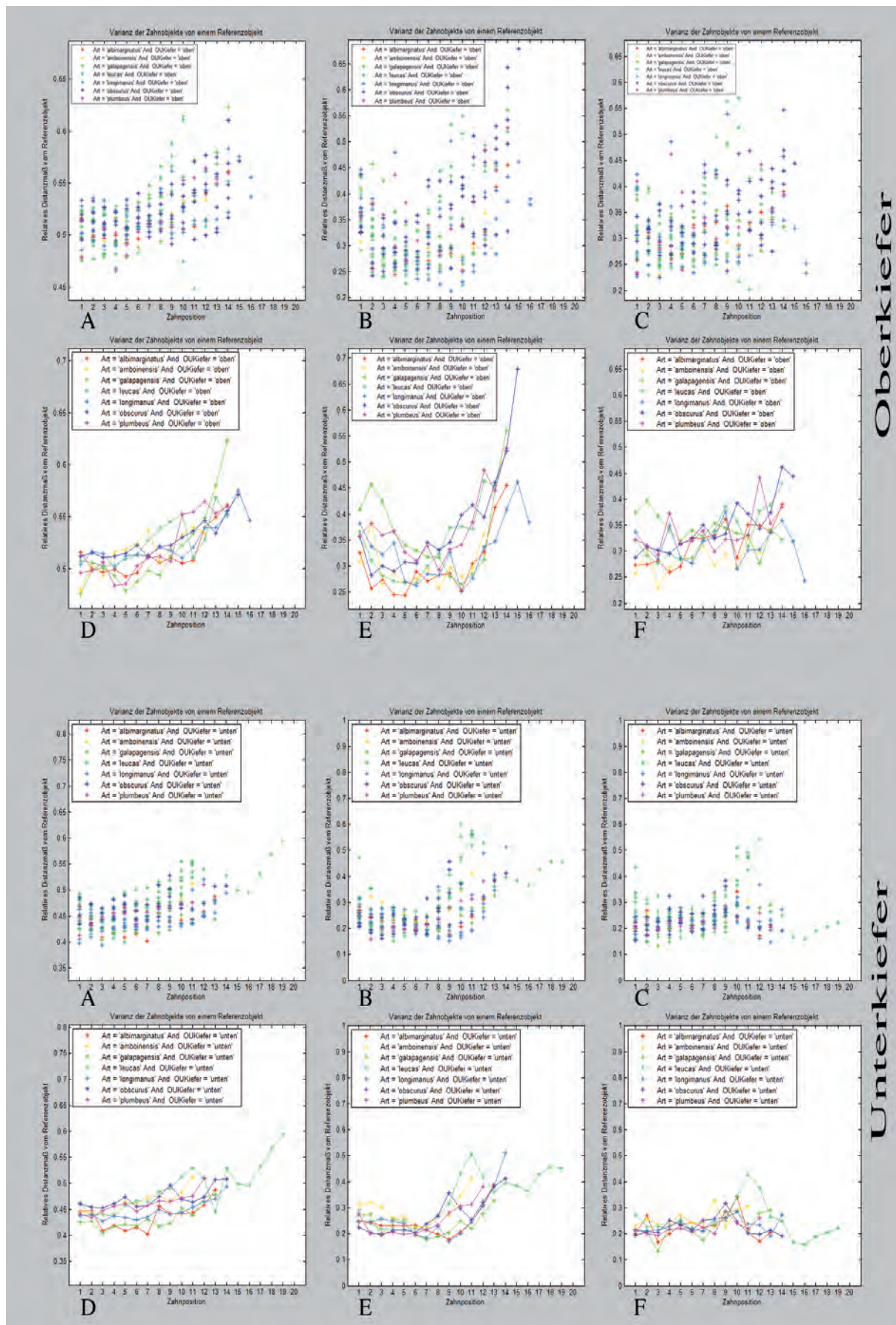


sen und ebenso kräftige aber eher spießförmige Unterkieferzähne besitzen. Es sind stets sehr große Haie, die zwischen 2 und 4 m Körperlänge erreichen können und deren Lebensraum in der Regel im Bereich der Kontinentalschelfe angesiedelt ist. Der Sandbankhai, *Carcharhinus plumbeus*, besiedelt gemeinsam mit dem Schwarzhai, *Carcharhinus obscurus* und dem Schweinsaugenhai, *Carcharhinus amboinensis*, Meeresregionen in Küstennähe, vor allem um Korallenriffe mit klarem Wasser und starker Strömung, wo sie auf der Jagd nach Knochenfischen wie Sardinen, Heringen und Makrelen oder kleineren Haien sind. Der Weißspitzenhochseehai, *Carcharhinus longimanus*, geht gar als pelagischer Hochseeräuber subtropischer Gewässer, in einem den Globus in Äquatornähe umspannenden Lebensraum auf die Jagd nach großen Hochseefischen, wie Makrelen, Schwert- oder Thunfischen. Der Galapagoshai, *Carcharhinus galapagensis*, lebt in der Nähe ozeanischer Inseln, zwischen Kontinentalschelf, Inselschelfen und felsigen Unterseebergen und kann dabei bis zu 50 km von den Küstenbereichen entfernt sein. Neben größeren bodenlebenden Knochenfischen, sind die größeren Vertreter auch in der Lage große Meeressäuger wie Galapagos-Seelöwen und -Seebären oder Suppenschildkröten zu erbeuten. Der Silberspitzenhai, *Carcharhinus albimarginatus*, ist außerdem in der Lage an Riffen am Kontinentalhang bis in 800 m Tiefe abzutauchen. Ein besonderes Extrem stellt der Bullenhai, *Carcharhinus leucas* dar, der sporadisch oder permanent in Süß- oder Brackwasserbereiche vorzudringen vermag. So wurde der Bullenhai im Mississippi, im Ganges, im Amazonas, im Sambezi und vielen weiteren Flüssen nachgewiesen und hat im Nicaraguasee ein dauerhaftes Habitat besiedelt. Die Korrelation zwischen Zahnform und Beuteschema ist bei den Vertretern der *Leucas*-Gruppe offensichtlich. Große fleischermesserartige Zähne, die perfekt für die Jagd auf große Beutetiere geeignet sind. Die Ausprägungen der individuellen Zahnmerkmale und deren Auswirkungen auf die Klassifikationsmöglichkeiten werden im folgenden genauer untersucht.

Analyse der Datenplots der Relativen Distanzmaße der *Leucas*-Gruppe (Abb. 55)

Um die Effektivität der verschiedenen Merkmalskomplexe besser beurteilen zu können, wurde zunächst der Gesamtmerkmalsvektor aller Zähne und dessen grafische Darstellung für alle Vertreter der *Leucas*-Gruppe als Ausgangsbasis für die selektive Auswahl und Kombination einzelner Merkmale auf deren Wirksamkeit im Bezug auf artspezifische Selektivität getestet. Aus Abbildung 55 sind die Distanzwerte aller Vertreter der *Leucas*-Gruppe, jeweils unterteilt in Ober- und Unterkieferzähne, gegen Nullvektor, Gesamtmittelwert und Positionsmittelwert abgetragen. Es wird deutlich, dass im Oberkiefer die innerartliche Streuung der Einzelwerte am stärksten in posteriorer Kieferposition auftritt.



Abb. 55 Datenplots der Distanzwerte der *Leucas*-Gruppe



Das bedeutet, dass in posteriorer Stellung die Zähne aller Arten sehr variable Formen aufweisen und wesentlich weniger artunterscheidende Merkmale aufweisen als Zähne der anterolateralen Kieferpositionen. Die Distanzwertverteilung ist hier sehr diffus und eine klare Trennung der Spezies schwierig. Bis in Position 7 sind die Einzelwerte des relativen Distanzmaßes gegen den Nullvektor in einem Bereich von 0,47 bis 0,53 geschart. Zähne der Position 1 zeigen hierbei eine gute Separierung. Die folgenden Positionen 2 und 3 sind enger gestaffelt aber trotzdem noch gut separiert.

Offensichtlich zeigen diese Kieferpositionen die größte morphologische Ähnlichkeit. In den Positionen 4 bis 7 sind die Werte pro Spezies jeweils weiter von einander entfernt aber deutlich weniger diffus verteilt als bei den posterioren Zähnen. Die engste morphologische Verwandtschaft weisen die sehr geradlinigen Kurvenverläufe von *Carcharhinus longimanus* und *Carcharhinus obscurus* auf. Ein ähnlich geradliniger Verlauf zeigt sich bei *Carcharhinus leucas*, allerdings weist die Spezies auf Kieferposition 11 einen auffälligen Ausreißerwert auf. Für die Oberkieferposition 11 sind lediglich zwei Zähne in die Berechnung mit eingegangen. Die direkte Überprüfung der in Frage kommenden Zähne zeigte an jener Stelle einen überproportionalen Einfluss eines juvenilen Individuums (SlgNr: 1030082). Der Zahn von Position 11 jenes juvenilen Exemplares weist keine Kronenspitze auf und verfälscht somit die gemittelten Distanzwerte an dieser Stelle. Die Kommisurzähne juveniler Bullenhaie besitzen keine Kronenspitze, sondern lediglich eine leistenartige Krone. Der Vergleich juveniler und adulter Vertreter wird separat durchgeführt.

Der relativ geradlinige Kurvenverlauf von *C. leucas*, *C. longimanus* und *C. obscurus* ist im Wesentlichen auf die höhere Wertedichte zurückzuführen. Für die anderen Vertreter konnte jeweils nur ein Exemplar in die Untersuchung mit eingebracht werden. Die individuelle Betrachtung im nächsten Abschnitt konzentriert sich daher auf jene Spezies mit höherer Wertedichte. Die Kurvenverläufe aus der Darstellung gegen das Gesamtmittel bzw. das Positionsmittel der Distanzwerte zeigt eine wesentlich konfusere Werteverteilung. Zurückzuführen ist dies auf den wesentlich stärkeren Einfluss von Spezies mit hoher Wertedichte auf die Berechnung des mittleren Gesamtdistanzwertes und der entsprechenden Positionsmittelwerte. Eine sinnvolle Nutzung der Darstellung des relativen Distanzmaßes gegen den Gesamtmittelwert und die Positionsmittelwerte aller Distanzwerte ist erst bei deutlich mehr Individuen pro Spezies möglich. Im folgenden konzentriert sich die Analyse also ausschließlich auf die Beziehung des relativen Distanzmaßes gegen den Nullvektor. Zunächst werden hierbei die Einflüsse der Einzelmerkmale genauer betrachtet.

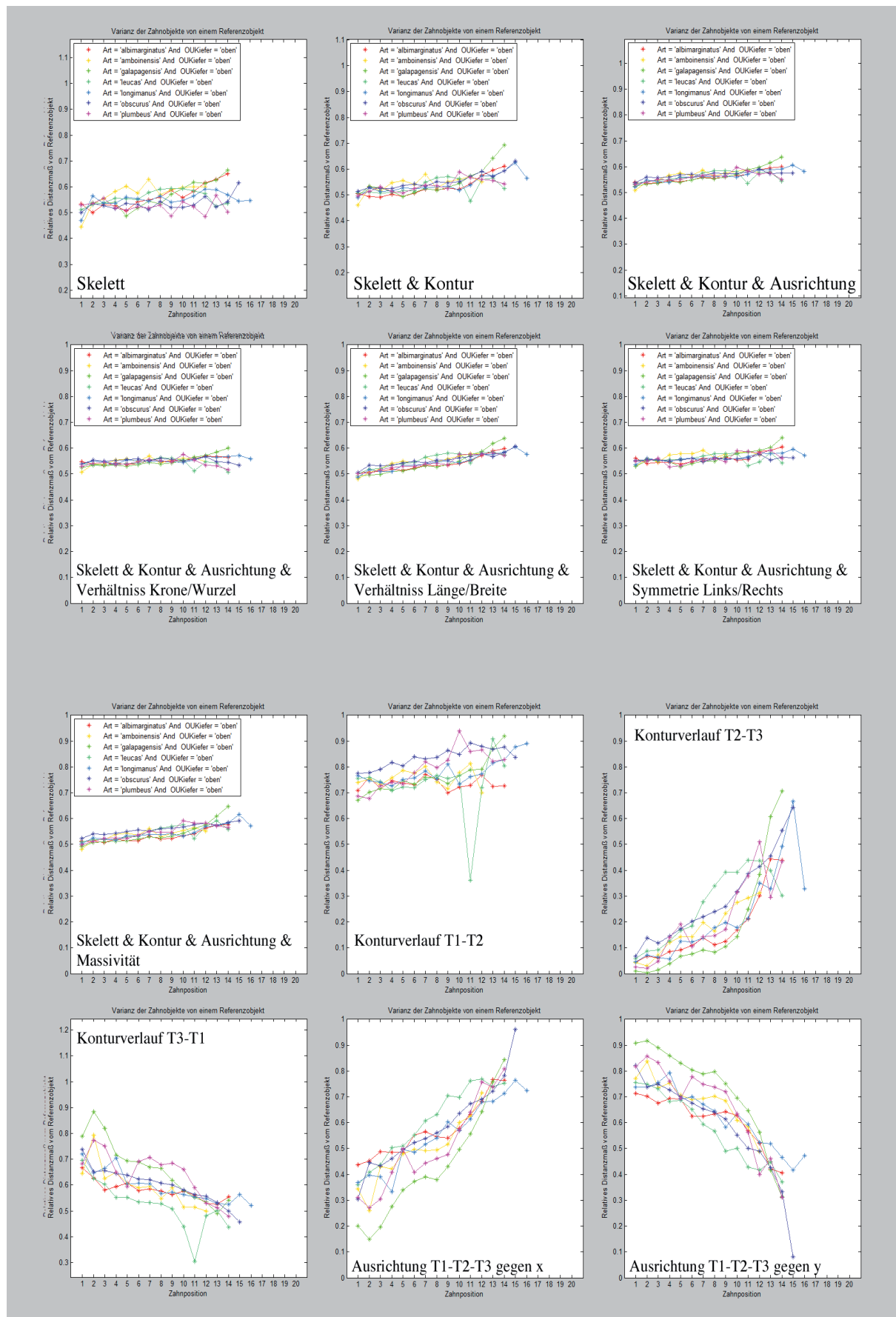


Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Oberkieferzähne der *Leucas*-Gruppe (Abb. 56, 57)

Bei der Abtragung (Abb. 56) der Distanzwerte für den Merkmalskomplex Skelett, bestätigt sich die Analyse aus dem Gesamtmerkmalsvektor. Die morphologische Verwandtschaft innerhalb der *Leucas*-Gruppe ist augenscheinlich und die Kurvenverläufe der einzelnen Spezies relativ homogen. Die größte Ähnlichkeit zeigt sich wiederum bei *C. leucas*, *C. longimanus* und *C. obscurus*, wobei *C. longimanus* und *C. obscurus* weitestgehend parallel verlaufen und lediglich im anterioren Bereich, von Position 1 zu Position 2 kreuzen. Wesentlich schwieriger erscheint die Zuordnung der anderen Spezies, da es durchweg Kreuzungspunkte der Graphen gibt, die auf schlecht differenzierbare Merkmalswerte hindeuten und keine eindeutige Separation ergeben. Parallele aber deutlich separierte Graphen sind ein Zeichen für gleichmäßige und somit speziestypische Merkmale pro Kieferposition und eindeutige Unterscheidungsmöglichkeit der Arten. Wie auch schon bei der Analyse der Werte des Gesamtmerkmalsvektors, ist aber trotzdem eine wesentlich enger gestaffelte Merkmalsdichte bei anterioren Kieferpositionen zu erkennen. Posteriore Zähne zeigen eine deutlich diffusere Werteverteilung und somit größere innerartliche Variabilität. Schaltet man nun der Reihe nach die Merkmalskomplexe der Ausrichtung und des Konturverlaufes hinzu, so ergibt sich eine zunehmende Angleichung der Kurvenverläufe. Die individuellen Attribute werden offensichtlich durch die Kombination der Merkmalskomplexe gefiltert. Dies unterstreicht zum einen die enge morphologische Verwandtschaft der Zahnformen und zum anderen die aus diesem Grund vorliegende Notwendigkeit jeden Merkmalskomplex gesondert zu betrachten.

Die alleinige Abtragung des Konturverlaufes von T1-T2 zeigt ein relativ inhomogenes Bild, mit wenig parallelem Verlauf aller Arten, die zudem weniger separiert sind. *Carcharhinus leucas* besitzt wiederum an Position 11 den bereits benannten Ausreißer, bedingt durch den juvenilen Zahn (SlgNr. 1030082) mit nicht ausgebildeter Kronenspitze.

Betrachtet man nur den Konturverlauf T2-T3, zeigen sich die Spezies stärker separiert mit paralleleren Kurvenverläufen. *Carcharhinus longimanus* weist Ausreißer ab Position 15 auf. Es zeigt sich, dass die mesiale Kontur ausgeprägte Unterschiede zwischen juvenilen und adulten Individuen bei *C. longimanus* aufweist. Bis Position 14 sind juvenile und adulte Zähne von *C. longimanus* aufgeführt, in den folgenden Positionen ausschließlich Zähne adulter Individuen. Die Darstellung der Konturverläufe von T3-T1 ergibt stark separierte und parallele Kurvenverläufe. *Carcharhinus leucas* tritt wieder mit dem Ausreißer bei Position 11 in Erscheinung und *C. plumbeus* mit Ausreißern auf Position 1, 4 und 5. Hier können eventuell Faktoren sexueller Heterodontie zum Tragen kommen.


Abb. 56: Datenplots der selektiven Merkmalsauswahl für die Oberkieferbezahnung der *Leucas*-Gruppe

Betrachtet man anschließend die Ausrichtung der Skelettäste T1-T2-T3 jeweils getrennt in x-Achse und y-Achse, so wird eine signifikante Aufweitung der Kurvenverläufe in anterioren und anterolateralen Stellungen sichtbar. Die Ausrichtung der Skelettäste in Abhängigkeit zur x-Achse oder y-Achse hat demzufolge bei Zähnen des vorderen Kieferdrittels einen positiven Einfluss auf die Individualität der Spezies. Der Merkmalskomplex der Ausrichtung der Skelettäste nach x oder y bietet eine wirksame Möglichkeit die Oberkieferzähne des vorderen Kieferabschnittes der Vertreter der *Leucas*-Gruppe artspezifisch zu unterscheiden.

Analysiert man nun die Ausrichtung der Skelettäste gegen x-Achse und y-Achse gemeinsam, so heben sich die differenzierenden Faktoren scheinbar auf und die Kurven der einzelnen Spezies nähern sich enorm an, eine Differenzierung in die einzelnen Spezies ist kaum mehr möglich. Dieser Umstand ist aber auch dem Charakter der Euklidischen Distanz geschuldet. Das bedeutet, je mehr Werte in die Berechnung mit eingehen, desto höher fallen auch die entsprechenden Distanzwerte aus. Eine erhöhte Kardinalität führt zu einer zunehmenden Werteangleichung, vor allem bei an sich schon zahnmorphologisch eng verwandten Spezies. Individuelle Merkmale werden in der Addition der Merkmalskomplexe heraus gefiltert. Die AAM funktioniert in diesem Sinne als eine Art Tiefenpassfilter. Trotzdem sind die artunterscheidenden Merkmale vorhanden, sie werden lediglich schlechter visuell ablesbar.

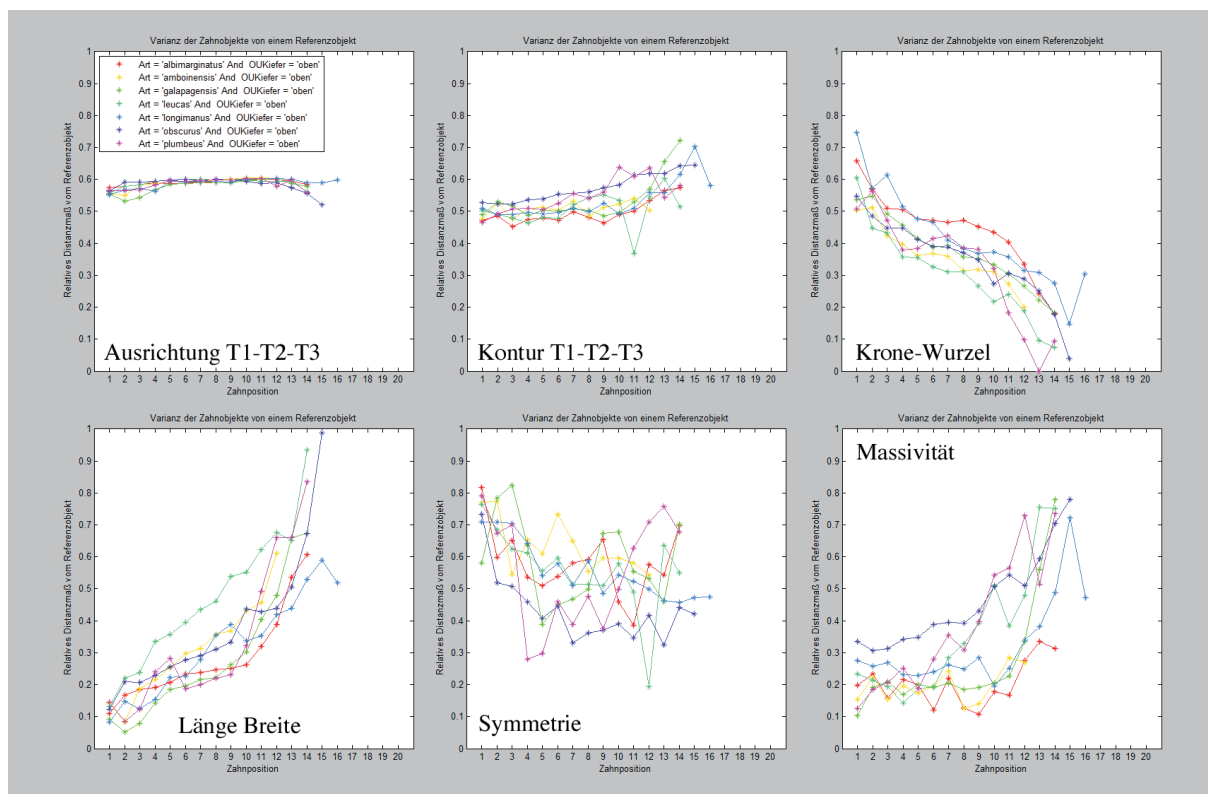


Abb. 57: Detailbewertung der Merkmale für die Oberkieferbezahnung der *Leucas*-Gruppe



Anders verhält es sich bei der gemeinsamen Betrachtung aller drei Konturverläufe. Auch jenes Szenario ergibt eine Annäherung der Graphen, wobei vor allem der Konturverlauf von T1-T2 noch den größten Einfluss besitzt. Hier wird aber vor allem die Speziesordnung im vorderen Kieferdrittel erleichtert. Die Kurven verlaufen hier sehr schön parallel und Kreuzungspunkte sind entscheidend minimiert. Jede Spezies zeigt einen eindeutigen Verlauf.

Als letzte Merkmalskomplexe wurden die unterstützenden Merkmale der Verhältnisse von Krone zu Wurzel beziehungsweise von Länge zu Breite, sowie die Symmetrie und die Massivität der Zähne beurteilt. Hierbei zeigte sich, dass im besonderen Maße die Betrachtung der Symmetrie und die Massivität eine starke Aufspaltung der Distanzwertverläufe erzeugt. Dabei ist allerdings zu beachten, dass die Werteverteilung für die Symmetrie recht diffus erscheint und die Graphen der gemittelten Distanzwerte pro Spezies eine schlechte Parallelität aufweisen. Die große Zahl an Kreuzungspunkten belegt die überlappenden Merkmalsattribute, die zur artspezifischen Zuordnung der Zähne kaum geeignet sind. Wesentlich besser verhält es sich diesbezüglich mit dem Merkmalskomplex der Massivität. Hier sind die Graphen sehr gut separiert und die Spezies gut zuzuordnen. Vor allem das vordere Kieferdrittel zeigt eine klare parallele Kurvenführung. Zum hinteren Kieferdrittel weitet sich der Wertebereich wiederum auf und die Überlappung der Merkmalsattribute nimmt zu.

Bei der Betrachtung der einzelnen Merkmalskomplexe heben sich vor allem die Graphen von *Carcharhinus longimanus* und *Carcharhinus obscurus* ab. Deren Verläufe sind stets gut separiert und gleichmäßig. Ähnlich gut lassen sich die Werte von *Carcharhinus leucas* zuordnen mit den bereits beschriebenen Einschränkungen. Die Analyse der anderen Arten lässt darauf schließen, dass wenn mehr Daten in die Berechnung mit einfließen auch deren Kurvenverläufe wesentlich stabiler und gleichmäßiger werden.

Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Unterkieferzähne der *Leucas*-Gruppe: (Abb. 58, 59)

Betrachtet man ausschliesslich den Merkmalskomplex Skelett bei den Unterkieferzähnen der *Leucas*-Gruppe, so ergibt sich zunächst ein ähnliches Bild wie bei der Oberkieferbezahnung. Die ersten beiden Kieferpositionen erlauben eine sehr gute Differenzierung vor allem von *Carcharhinus albimarginatus*, *Carcharhinus longimanus* und *Carcharhinus galapagensis*. Die restlichen Arten versammeln Ihre Distanzmittelwerte in einem sehr eng begrenztem Areal um 0,4. In Kieferposition 3 kreuzen sich dann alle Distanzwertkurven an beinahe ein und dem selben Punkt, um danach wieder stärker aufgeweitet und besser separiert zu sein. Auffällig sind die sehr gleichmäßigen Verläufe der Graphen von *C. longimanus*, *plumbeus* und *obscurus*.



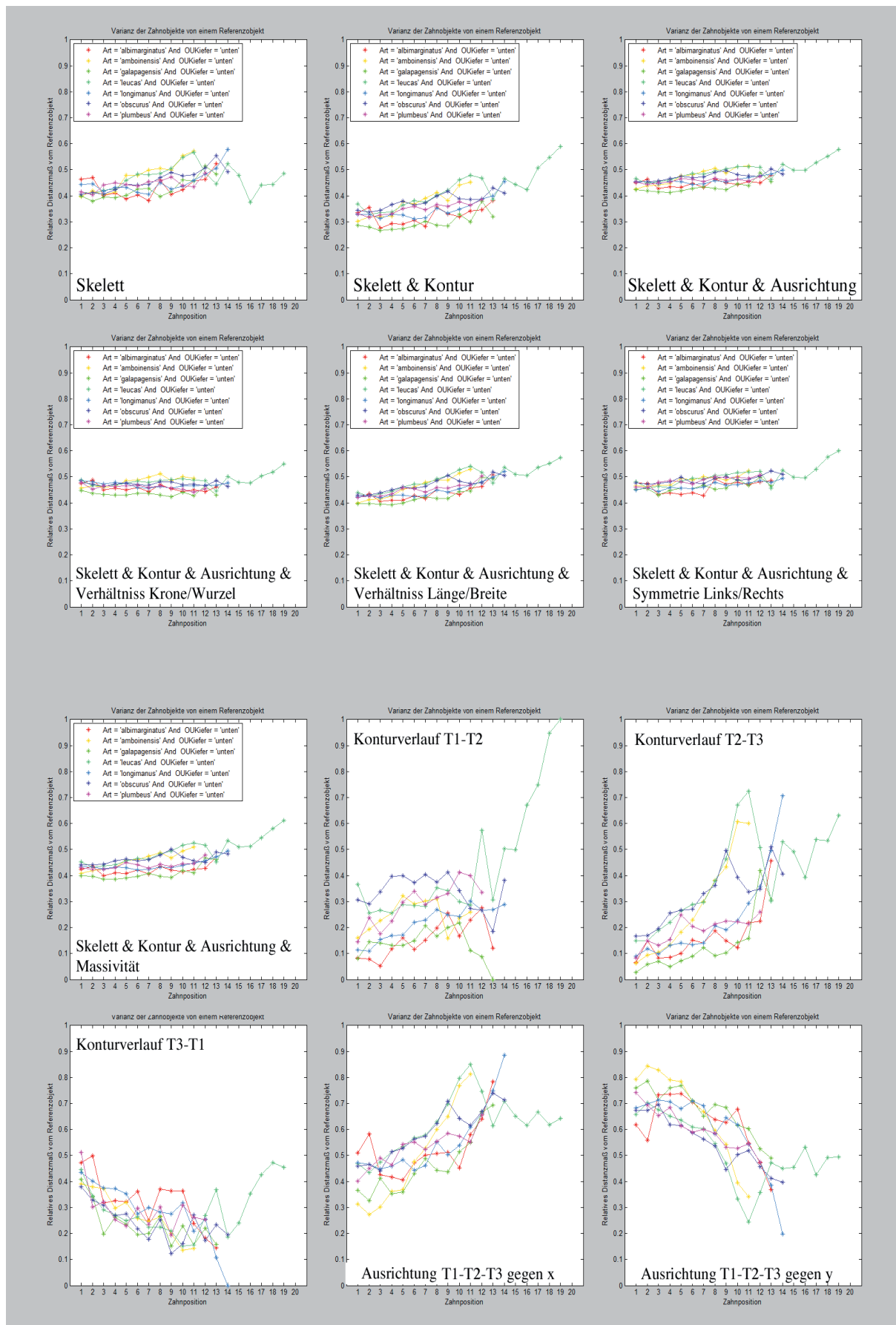


Abb. 58: Datenplots der selektiven Merkmalsauswahl für die Unterkieferbezeichnung der *Leucas*-Gruppe.

In lateraler Kieferposition separieren die Graphen gut gegen einander, bis etwa Position 7. In Position 8 kreuzen sich wiederum mehrere Spezies in einem eng begrenztem Bereich.

Betrachtet man zusätzlich zum Skelettmerkmal nun noch den Merkmalskomplex des Konturverlaufes T1-T2-T3, so trennen sich die Graphen vor allem im mittleren lateralen Bereich und die Spezies werden sehr gut von einander differenzierbar. Offensichtlich ergibt die Kombination dieser beiden Merkmalskomplexe eine sichere Möglichkeit die einzelnen Spezies zu unterscheiden. In diesem Sinne bieten die Unterkieferzähne bessere Artspezifität als die Oberkieferzähne.

Die Zuschaltung der weiteren Merkmalskomplexe sorgt für ein zunehmend harmonischeres und gleichmäßigeres Verlaufsbild der einzelnen Graphen, wobei vor allem die zusätzliche Betrachtung der Massivität die Trennung der Graphen und somit die Eindeutigkeit der Zuordnung erhöht.

Die alleinige Betrachtung des Konturverlaufes von T1-T2 zeigt einen stark aufgeweiteten Wertebereich mit deutlich separierten Graphen. Am stärksten von einander abgegrenzt sind *C. galapagensis* und *C. obscurus*. Den gleichmässigsten Verlauf weist wieder *C. longimanus* auf. Der Konturverlauf von T2-T3 ergibt im lateralen Bereich eine enorme Trennung der Graphen von *C. obscurus* und *C. galapagensis*. Ein deutlicher Kreuzungspunkt kann wieder für die Kieferposition 3 festgestellt werden. Hier scheinen die Spezies der *Leucas*-Gruppe relativ einheitliche Konturmerkmale zu besitzen. Auch an den Positionen 12 bis 14 kommt es zur Annäherung der Kurvenverläufe.

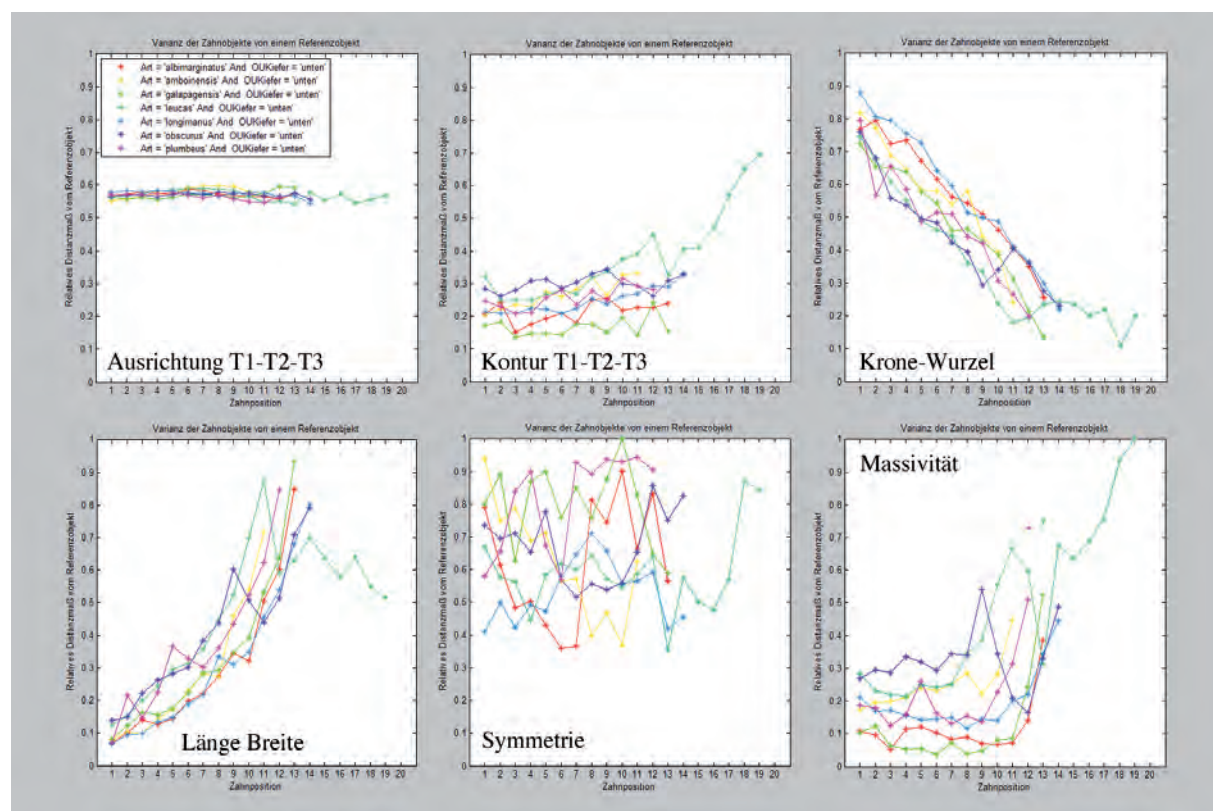


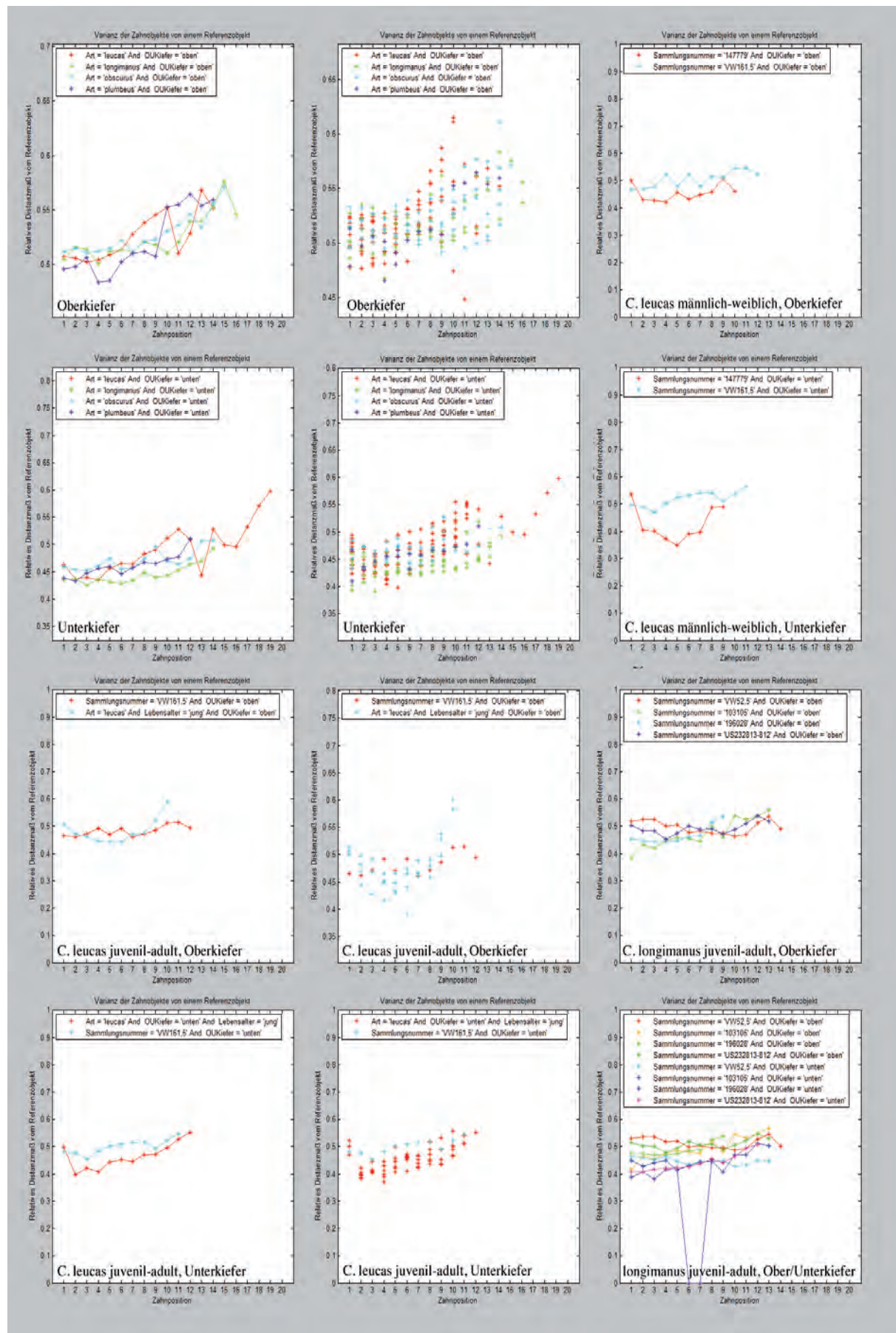
Abb. 59: Detailbewertung der Merkmale der Unterkieferbezahnung der *Leucas*-Gruppe

Der Konturverlauf von T3-T1 gibt für *C. obscurus*, *C. longimanus* und *C. amboinensis* die gleichmäßigsten Kurvenverläufe an. Darüber hinaus erscheint das Wertebild relativ diffus mit einer Reihe von Kreuzungspunkten. Die Ausrichtungen der Skelettäste gegen die x-Achse bzw. gegen die y-Achse stellen sich nur für *C. amboinensis* als homogene Graphen dar. Die anderen Spezies zeigen zwar gut differenzierbare Verläufe aber auch einige Kreuzungspunkte. Gut von einander separiert sind *C. obscurus* und *C. galapagensis*, sowie *C. leucas* und *C. amboinensis*. Der Graph von *Carcharhinus albimarginatus* kreuzt in beiden Diagrammen fast alle anderen Distanzmaßkurven und lässt sich demnach am schlechtesten zuordnen. Natürlich ist hierbei immer eine Einzelfallunterscheidung für jede Zahnposition notwendig. Auch wenn sich die Graphen zweier Spezies kreuzen, können sie trotzdem auf allen Positionen gute Differenzierbarkeit aufweisen. Nur an Stellen gleicher Distanzmaßwerte ist eine Unterscheidung nicht möglich. Die alleinige gleichzeitige Betrachtung der Ausrichtung der Skelettäste gegen x-Achse und y-Achse ergibt ein gänzlich anderes Bild. In dieser Kombination rücken die Kurvenverläufe der einzelnen Spezies extrem zueinander, so dass eine Unterscheidung nur bei höherem Zoom möglich ist. Lediglich im anterioren und posterioren Bereich spalten die Verläufe wieder auf. Die Analyse der Konturverläufe von T1-T2-T3 ist demgegenüber ein besseres Instrument die Spezies zu unterscheiden. Signifikant ist hierbei der homogene geradlinige Verlauf aller Graphen mit wenigen Ausreißern. Vor allem in anterolateralen Bereich ist eine Unterscheidung der Spezies anhand der Distanzwerte sehr gut möglich. Bei der Betrachtung der Merkmalskomplexe Verhältnis von Krone zu Wurzel und Verhältnis von Länge zu Breite, zeigt sich, dass auch diese Verhältnisse gut die individuellen Formmerkmale der Zähne pro Spezies wiedergeben und eine entsprechende Zuordnung ermöglichen. Beim Merkmalskomplex Symmetrie unterscheiden sich besonders stark die Graphen von *C. longimanus* und *C. obscurus*. Diese Arten sollten sich anhand jenes Merkmales gut unterscheiden lassen.

Die anderen Arten zeigen deutlich diffusere Merkmalsverläufe. Bei der Betrachtung des Merkmales der Massivität kann, wie schon auch für die Oberkieferbezahnung, eine sehr gute Separierung der einzelnen Spezies festgestellt werden. Die besten Ergebnisse werden auch hier für die Werte von *C. longimanus* gegen *C. obscurus* erreicht.

Test einzelner Spezies der *Leucas*-Gruppe (Abb. 60)

In den vorangegangenen Analysen wurden zunächst alle Vertreter der *Leucas*-Gruppe gemeinsam auf artunterscheidende Merkmale und die in Frage kommenden Merkmalskomplexe einzeln auf deren Wirksamkeit und Differenzierungspotential untersucht. Im darauf folgenden Schritt wurden die ontogenetischen und sexuellen Attribute der Heterodontie beleuchtet. Da es für diesem Arbeitsschritt entsprechend viele Daten von Individuen verschiedenen


Abb. 60: Einzeltests der Merkmale der *Leucas*-Gruppe

Geschlechts und differierenden Alters bedurfte, beschränkte sich die Analyse auf die in Abb. 62 dargestellten Arten. Die Plots der Distanzmaße gegen den Nullvektor belegen noch einmal, dass die artliche Zuordnung dieser Spezies sowohl im Oberkiefer als auch im Unterkiefer sehr gut möglich ist. Die Punkteverteilung bzw. deren gemittelte Daten als Kurvenverläufe zeigen eine gute Separierung. Zusätzlich konnte für *Carcharhinus leucas* die sexuelle Heterodontie belegt werden. Die morphologischen Unterschiede von männlichen und weiblichen Zähnen getrennt jeweils für Oberkiefer und Unterkiefer treten deutlich hervor. Dabei sind die sexuellen morphologischen Unterschiede des gesamten Kiefers, vor allem aber bei den Unterkieferzähnen im lateralen Kieferbereich besonders ausgeprägt. Anteriore und posteriore Zähne nähern sich bei Männchen und Weibchen morphologisch an. Zusätzlich zeigen sich deutliche Hinweise auf Formunterschiede zwischen juvenilen und adulten Männchen bei *Carcharhinus leucas*, sowohl im Oberkiefer, wesentlich stärker aber im Unterkiefer. Für *Carcharhinus longimanus* konnte eine auffällige morphologische Entwicklungsreihe von juvenilen zu subadulten und adulten Exemplaren belegt werden. Dies zeigte sich sowohl für Oberkieferzähne als auch für Unterkieferzähne

1.2.2. Die *Macloiti*-Gruppe

Die Vertreter der *Macloiti*-Gruppe zeichnen sich durch Zähne aus, die sehr schmale, spitz-dreieckige bis dolchartige und deutlich abgesetzte Kronenspitzen besitzen. Sowohl im Oberkiefer als auch im Unterkiefer haben die Zähne sehr gut ausgebildete distale und mesiale Kronenschultern, die bei Oberkieferzähnen eine sehr kräftige Serrulation oder gar drei bis fünf Nebenzähne tragen. Lediglich bei *Carcharhinus perezii*, *Carcharhinus amblyrhynchos* und *Carcharhinus signatus* sind die mesialen Kronenschulter weniger deutlich abgesetzt. Der graue Riffhai *C. amblyrhynchos* zeigt von allen Vertretern der Gruppe die kräftigsten Zähne und die breitesten Kronenspitzen. Die Zähne der Gruppe weisen zusätzlich eine sehr typische, hohe bilaterale Symmetrie der Kronenspitzen auf. Nur *Carcharhinus fitzroyensis* und *Carcharhinus signatus* zeigen eine eher sigmoidal geschwungene Krone. Die Neigung der Kronenspitzen nimmt in posteriorer Richtung nur mäßig zu. Die Heterodontie zwischen Ober- und Unterkiefer ist gut entwickelt. Die Vertreter der *Macloiti*-Gruppe sind mittelgroße bis große Haie, die in der Regel die Habitate in Küstennähe besiedeln. Der Pondicherryhai *Carcharhinus hemiodon* erreicht etwa 150 bis 200 cm Körperlänge und lebt in Küstennähe über dem Kontinentalsockel und im Flachwasserbereich kleinerer Inseln, wo er auf die Jagd nach kleineren Knochenfische geht.



Der Walbuchthai, *Carcharhinus fitzroyensis* erreicht maximal 150 cm Länge und lebt in Küstennähe, kommt aber auch in tieferen Gewässerregionen über dem Kontinentalsockel vor. Sein Beutespektrum umfasst Knochenfische, mitunter auch Krebstiere.

Auch der Nervöse Hai, *Carcharhinus caudatus*, geht als ausgesprochener Flachwasserbewohner auf die Jagd nach kleineren Knochenfischen, mitunter auch Krebstieren und Tintenfischen. Er ist ein mittelgroßer Hai mit einer maximalen Körperlänge von etwa 150 cm und Durchschnittslängen zwischen 100 und 130 cm. Ein etwas größerer Hai ist der Graue Riffhai, *Carcharhinus amblyrhynchos*, mit Körperlängen zwischen 1,5–2,5 m. Die Männchen sind hierbei deutlich größer als ihre weiblichen Artgenossen. Er ist ebenso wie die zuvor genannten Arten im Indopazifik und zusätzlich im Roten Meer beheimatet. Sein Habitat umfasst Lagunen, Kanäle und Außenriffe im Bereich zwischen der Wasseroberfläche und maximal 275–280 m Wassertiefe. Auch der Namensgeber der Gruppe, der Hartnasenhai, *Carcharhinus macroti* lebt küstennah im Bereich des Kontinentalschelfes und an Inselsockeln des Indopazifik in Tiefen von bis zu 170 m. Sein Beutespektrum umfasst vorrangig kleine Knochenfische, dazu verschiedene Tintenfische und Krebstiere. Das karibische Pendant zum Grauen Riffhai ist der Karibische Riffhai, *Carcharhinus perezi*. Auch er gehört zu den größeren, kräftigen Vertretern dieser Großgruppe. Er wird zwischen 1,5–2,9 m lang. Sein Lebensraum umfasst die Südküste Floridas, die Karibik und den westlichen Atlantik bis nach Brasilien. Als bodenlebende Art, geht er um die Korallenriffe ausschließlich auf die Jagd nach Knochenfischen. Ebenfalls zu den größeren Vertretern gehört der Atlantische Nachthai, *Carcharhinus signatus* mit einer Maximallänge von knapp 3 m. Er lebt in Küstennähe über dem Kontinentalsockel und am Kontinentalabhang in Tiefen von 50 bis 100 m, selten auch bis über 600 m Tiefe. Seine Beute umfasst vor allem kleine Knochenfische und Krebstiere. Auch er lebt im Atlantik vor den Küsten Nord- und Südamerikas sowie Westafrikas. Über das letzte Mitglied der Gruppe, der Glattzahn-Schwarzspitzenhai *Carcharhinus leiodon*, ist relativ wenig bekannt. Das einzige bislang beschriebene Exemplar war ein 75 cm langes Männchen gefangen im Golf von Aden. Wahrscheinlich entspricht seine Lebensweise jener der anderen Gruppenmitglieder. Vier der genannten Spezies (*C. leiodon*, *C. macroti*, *C. hemiodon* und *C. signatus*) wurden früher, vor allem auf Grund ihrer gemeinsamen Zahnmerkmale, innerhalb der Gattung der Nachthaie, *Hypoprion* POEY, 1868, geführt.

Analyse der Datenplots der Relativen Distanzmaße der *Macroti*-Gruppe (Abb. 61)

Betrachtet man die Abtragung der relativen Distanzmaße der Oberkieferbezahnung aller Vertreter der *Macroti*-Gruppe gegen Nullvektor, Gesamtmittel und Positionsmittel der Distanzwerte, so zeichnet sich vor allem in der grafischen Darstellung gegen den Nullvektor



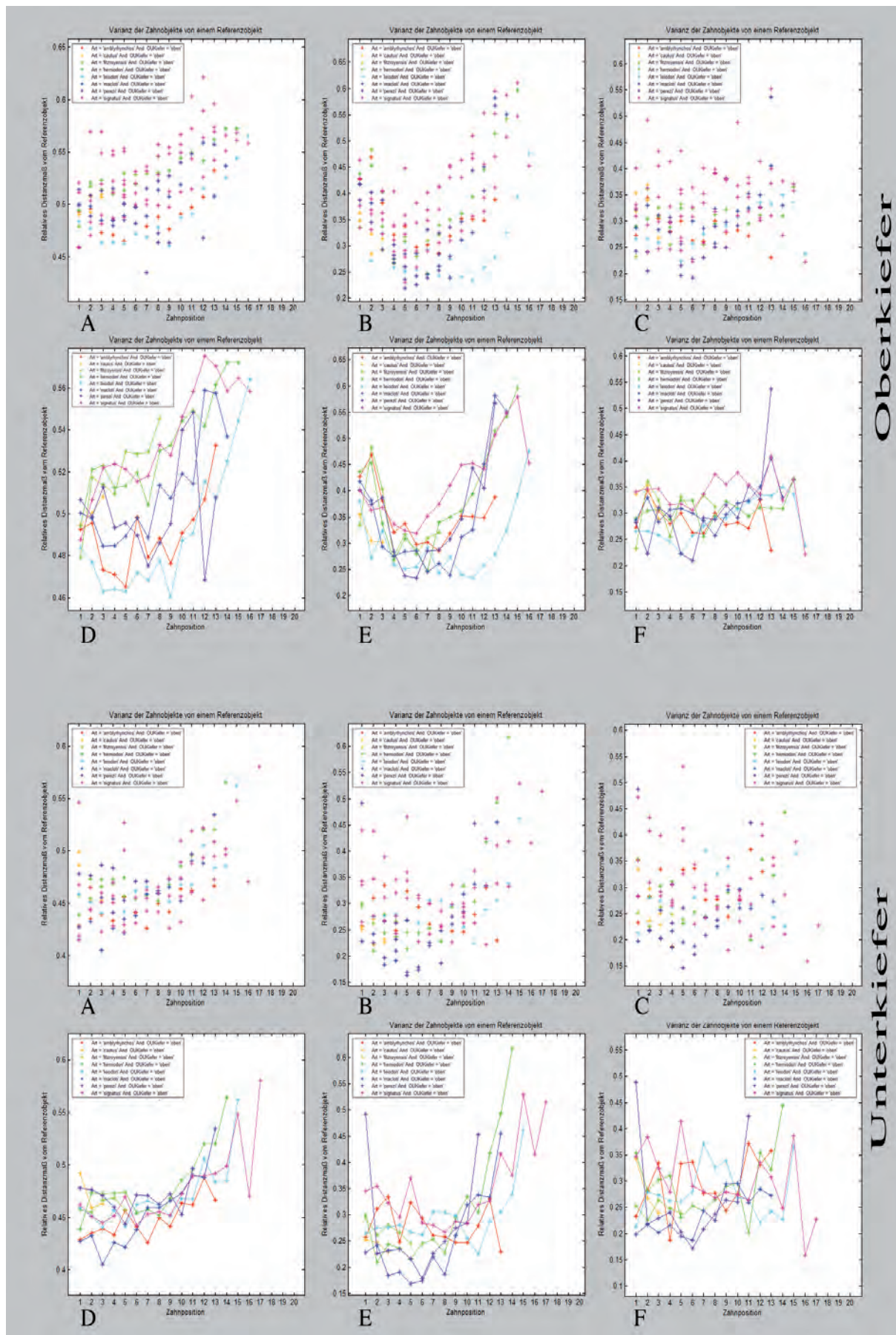


Abb. 61: Datenplots der Distanzwerte der *Macloti*-Gruppe

eine eindeutige Trennung der Graphen der verschiedenen Vertreter ab. Am deutlichsten separiert erscheinen die Kurvenverläufe von *Carcharhinus fitzroyensis* und *Carcharhinus leiodon*, sowie dem parallel zu *C. leiodon* gelegenen *C. amblyrhynchos*. Die meisten Einzelwerte sind für *Carcharhinus signatus* abgetragen, deren Verteilungsmuster ist aber ebenfalls eindeutig und klar definiert. *Carcharhinus perezii* und *Carcharhinus macloiti* liegen in einem relativ eng gestaffeltem Bereich nah beieinander und kreuzen sich mehrfach. Insgesamt ist die Werteverteilung innerhalb der *Macloiti*-Gruppe als sehr gut artspezifisch differenzierbar zu bewerten. Bei der Abtragung gegen die Positionsmittelwerte wirkt sich der statistische Einfluss von Arten mit hoher Zahl an Einzelwerten negativ auf die Eindeutigkeit der Zuordnung aus. Aus diesem Grund wird in der folgenden Betrachtung immer die Abtragung gegen den Nullvektor berücksichtigt, da hierbei die Ergebnisse am eindeutigsten sind. Bei den Unterkieferzähnen ist die Separierung wesentlich schlechter. Hier splitten sich die Graphen vorrangig im anterioren und posterioren Bereich auf, der zentrale, laterale Bereich zeigt eine starke Verjüngung der Wertebereiche aller Spezieskurven und eine starke Überschneidung aller Werte. Offensichtlich sind die Unterkieferzähne der Vertreter der *Macloiti*-Gruppe signifikant schlechter geeignet, eine artspezifische Differenzierung vorzunehmen. Am besten scheint hier eine Trennung der Arten anhand ihrer morphologischen Eigenschaften noch in den Kieferpositionen 1-5 möglich zu sein.

Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Oberkieferzähne der *Macloiti*-Gruppe (Abb. 62, 63)

Bei ausschließlicher Analyse der relativen Distanzmaße für den Merkmalskomplex Skelett, bestätigt sich der Eindruck aus dem Gesamtmerkmalsvektor. Die Kurvenverläufe sind bis auf wenige Ausnahmepositionen eindeutig von einander unterscheidbar. Sie verlaufen relativ parallel und es gibt nur wenige Überschneidungspunkte. Am besten gegeneinander separiert sind *Carcharhinus signatus* gegen *Carcharhinus amblyrhynchos* und *Carcharhinus leiodon*. Die Aufweitung der Graphenabstände ist in besonderem Maße im zentralen lateralen Kieferbereich am stärksten. Etwas weniger deutlich ist sie im anterioren Bereich der Positionen 1 und 2. Die Graphen von *Carcharhinus fitzroyensis* und *Carcharhinus hemiodon* zeigen im oberen Bereich des Diagramms die meisten Überschneidungen. Diese Arten sind anhand der vorliegenden Daten am schlechtesten zu unterscheiden. Insgesamt stellt sich aber bereits die alleinige Betrachtung der Skelettdistanzwerte als wirksames Unterscheidungsinstrument für die *Macloiti*-Gruppe dar. Die etappenweise Zuschaltung aller weiteren Merkmalskomplexe führt zu einem harmonischen und geradlinigerem Verlauf der Kurven.

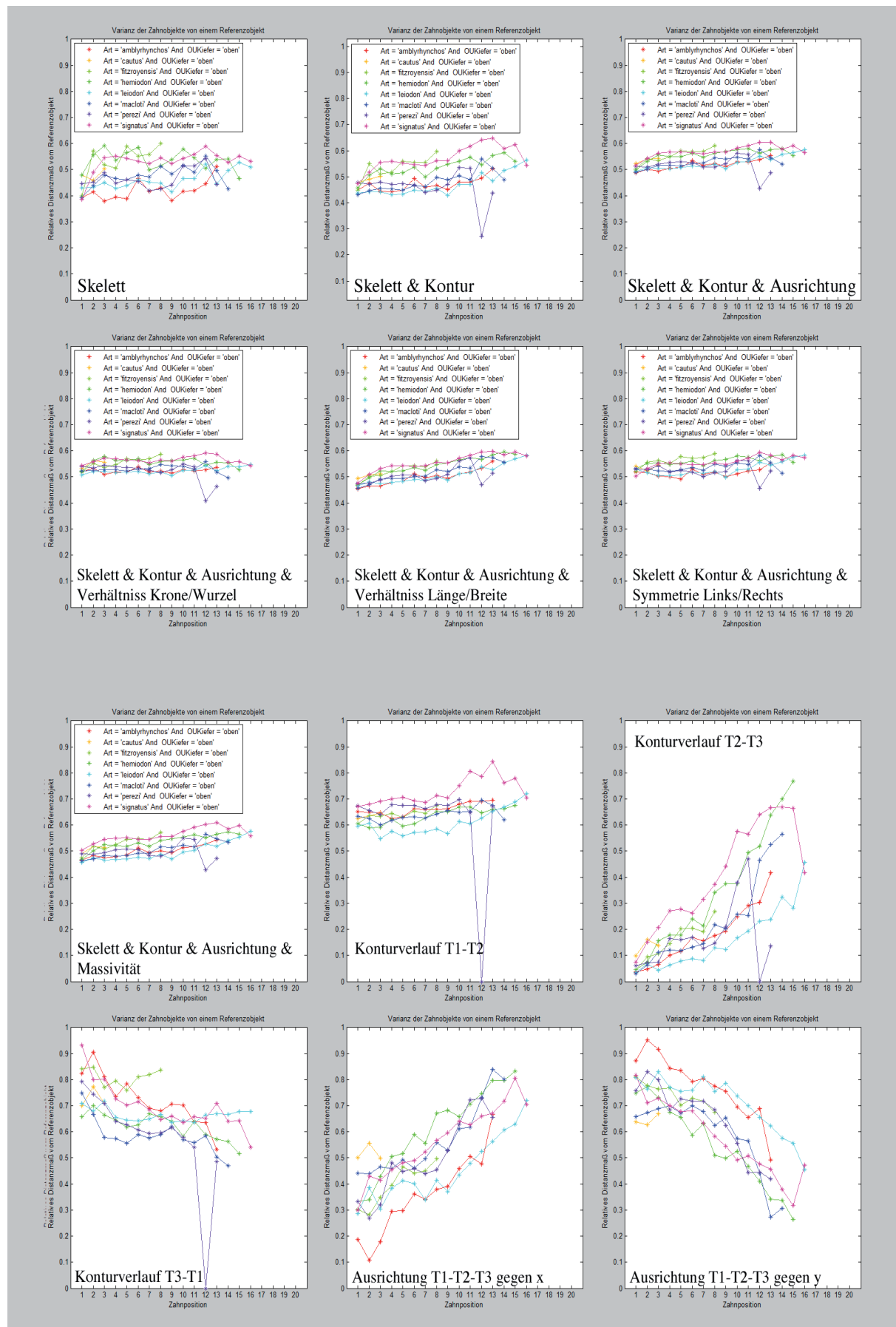


Abb. 62: Datenplots der selektiven Merkmalsauswahl für die Oberkieferbezaehlung der *Macloia*-Gruppe

Die Graphen nähern sich dabei zunehmend an, die Trennung bleibt aber weitestgehend bestehen. Die gemeinsame Berechnung der Distanzwerte der Merkmalskomplexe Skelett und Kontur sorgt aber zumindest bei *C. fitzroyensis* und *C. leiodon* für eine sichtbare, verbesserte Trennung. Die Tendenz der zunehmenden Annäherung ist wiederum auf die Euklidische Distanzwertberechnung zurückzuführen, mehr Daten bedingen auch eine Tiefenpasswirkung und Glättung der Werteverteilung. Ein Ausreißerwert wird für *Carcharhinus perezii* auf Position 12 der Abtragung gegen Gesamtmittelwert und Positionsmittelwert deutlich. Für die Positionen 12 und 13 sind lediglich Werte eines subadulten Individuums vorhanden dessen Kronenspitze auf Position 12 im Vergleich zu allen anderen posterioren Zähnen dieser Stellung relativ aufrecht ist und daher wohl aus dem Rahmen fällt. Insgesamt erzielt die sukzessive Zuschaltung der unterstützenden Merkmalskomplexe keine essentielle Verbesserung der artspezifischen Klassifizierung. Anders verhält es sich bei der Einzelanalyse der Konturverläufe und der Ausrichtungen der Skelettäste. Vor allem die Betrachtung der Distanzwerte der Konturverläufe von T1-T2 und T2-T3 sorgt für eine eindeutige geradlinig parallele Abtragung dieser. Dabei sind erneut *C. leiodon* und *C. signatus* am besten unterscheidbar, diese schließen die eng beieinander liegenden Graphen von *C. fitzroyensis* und *C. hemiodon* ein. In deren Nähe liegt *C. amblyrhynchos*, der sich bei T2-T3 weiter von diesem Paar entfernt. Ebenso eingeschlossen sind *Carcharhinus perezii* und *Carcharhinus macroti*, die ihrerseits deutlich korreliert sind.

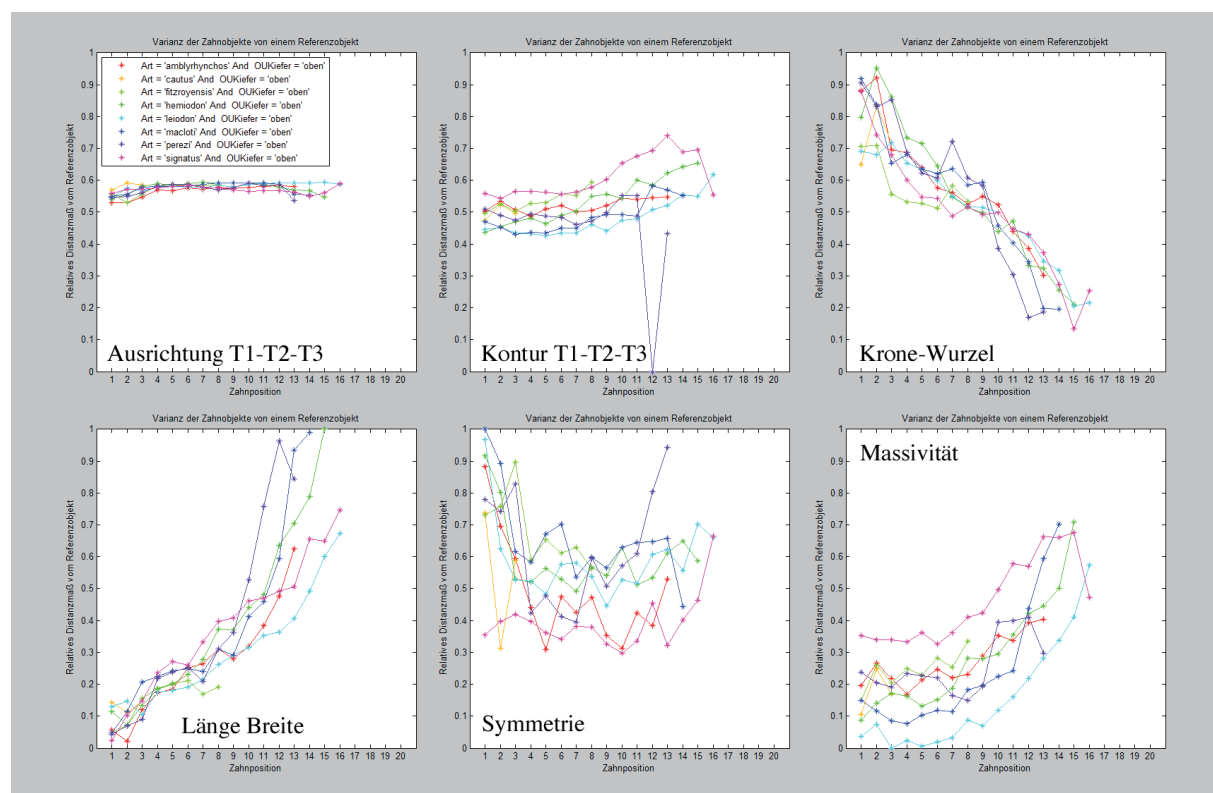


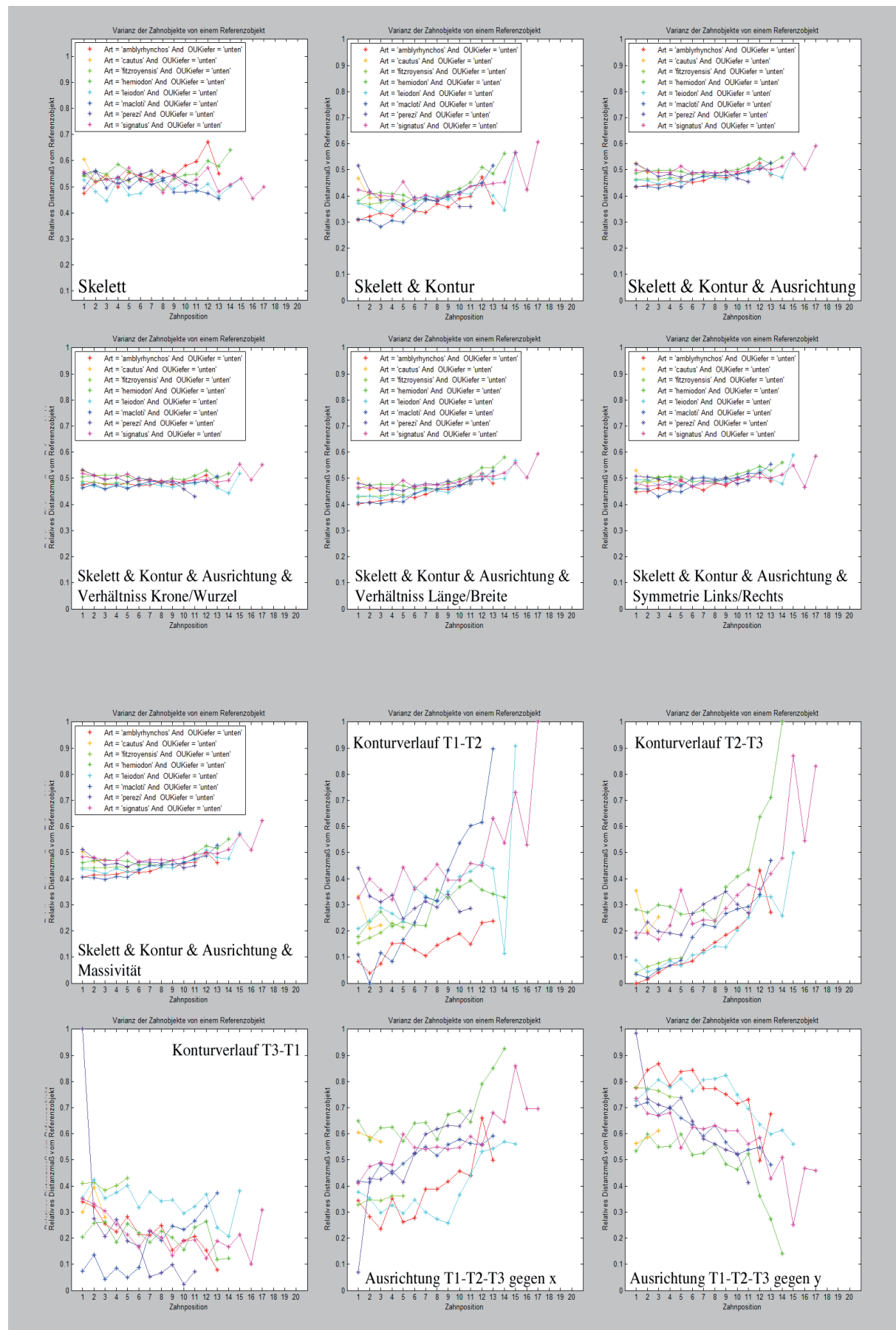
Abb. 63: Detailbewertung der Merkmale der Oberkieferbeziehung der *Macroti*-Gruppe

Die Werteverteilung beim Merkmalskomplex T3-T1 separiert besonders stark die zuvor stark korrelierten *C. fitzroyensis* und *C. hemiodon*. Die bei T1-T2 und T2-T3 noch weit distanzierten *C. leiodon* und *C. signatus* rücken bei der Abtragung der Werte von T3-T1 sehr stark zusammen. Die Kieferastausrichtung jeweils gegen die x-Achse und die y-Achse ergibt in beiden Fällen die gleiche deutliche Separierung der Speziesgraphen gegeneinander und gute Unterscheidungsmöglichkeiten. Eng beieinander liegen *C. leiodon* und *C. amblyrhynchos*, eine weitere Gruppe bilden *C. macloiti*, *C. perezi* und *C. signatus*. Parallel zueinander und damit morphologisch verwandt, liegen *C. fitzroyensis* und *C. hemiodon*. Insgesamt zeigt sich, dass die Einzelbewertung der Ausrichtung und der Konturverläufe der Skelettäste der Vertreter der *Macloiti*-Gruppe ein äußerst wirksames Kriterium mit hoher artspezifischer Kompetenz darstellt.

Die gemeinsame Darstellung der Ausrichtung T1-T2-T3 gegen x-Achse und y-Achse ergibt ein vergleichbares Bild, wie die gleiche Darstellung bei der *Leucas*-Gruppe. Alle Gruppenmitglieder sind stark zusammengedrückt, bei gleichzeitiger "Glättung" der Graphen. Eine Aufspaltung und somit bessere Differenzierung ergibt sich lediglich an den ersten drei anterioren Positionen. Dem gegenüber erweist sich die gemeinsame Darstellung des Merkmalskomplexes der drei Konturverläufe T1-T2-T3 als bessere Differenzierungsmöglichkeit. Die Kurvenverteilung entspricht hierbei im wesentlichen jener des Konturverlaufes T2-T3. Die Analyse der Einzelmerkmale, von Verhältnis Krone-Wurzel und Verhältnis Länge-Breite, resultiert in einer recht diffusen, wenig aussagekräftigen Werteverteilung. Besser sind die Merkmale der Symmetrie und der Massivität zur Artunterscheidung geeignet, wobei die Distanzwerte der Symmetrie zwar deutlich aufgeweitet sind aber ebenso viele Überschneidungspunkte zwischen den Arten aufweisen. Die beste Separierung liefert demnach das Merkmal der Massivität mit den bereits zuvor erbrachten Erkenntnissen. Die Kurven von *Carcharhinus signatus* und *Carcharhinus leiodon* sind am weitesten von einander entfernt und schließen die anderen Gruppenmitglieder im bekannten Schema ein.

Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Unterkieferzähne der *Macloiti*-Gruppe (Abb. 64, 65)

Die Skelettanalyse der Unterkieferbezahnung bietet leider nur sehr schlechte Differenzierungsmöglichkeiten der einzelnen Spezies. Am ehesten ist eine Separierung noch im anterioren Bereich auf Kieferposition 1 möglich. Die Werte für alle anderen Kieferpositionen zeigen eine breite Streuung mit zahlreichen Überschneidungen aller Spezies. Trotzdem sind die Durchschnittswerte einzelner Positionen mitunter gut aufgeweitet und somit differenzierbar. Die innerartliche Variation der Zahnmorphologien scheint aber, im Bezug auf deren errechnete Skelette, bei Unterkieferzähnen


Abb. 64: Datenplots der selektiven Merkmalsauswahl für die Unterkieferbezahnung der *Maclozi*-Gruppe

wesentlich stärker ausgeprägt zu sein als bei denen des Oberkiefers. Bei zusätzlicher Erweiterung des Merkmalsvektors um die Konturverläufe der Skelettäste ergibt die Berechnung der Distanzwerte eine klar bessere Trennung der Graphen vor allem im anterioren bis anterolateralen Abschnitt der Positionen 1 bis 5 und im posterolateralen bis posterioren Kieferabschnitt der Positionen 10 bis 14. Die weitere schrittweise Vervollständigung des Merkmalsvektors um die Merkmale: 1. Ausrichtung, 2. das Verhältniss von Krone zu Wurzel, 3. das Verhältniss von Länge zu Breite, 4. die vertikale Symmetrie und 5. die Massivität, bringt keine erkennbaren Vorteile. Erst die Einzelbetrachtung der Konturverläufe T1-T2, T2-T3 und T3-T1 splittet die Graphen entscheidend auf. Die beste Separierung liefern für T1-T2 die Verläufe von *C. amblyrhynchos* und *C. signatus*, dazwischen liegt *C. hemiodon*. Die Werte von *C. macloiti* laufen dabei allen anderen Graphen quer und sind auch auf diese Weise gut abzugrenzen. Ähnlich verhält es sich mit *C. leiodon*. Die Graphen von *C. fitzroyensis* und *C. cautus* gehen aus zu wenigen Einzelwerten ausschließlich anteriorer Zähne hervor und sind daher wenig repräsentativ. Die Distanzwerte der Konturverläufe T2-T3 zeigen vor allem eine klare Abgrenzung von *C. hemiodon* und *C. leiodon*. Auch *C. signatus* und *C. macloiti* sind gut gegeneinander differenziert. Die Betrachtung der Distanzwertverläufe der Kontur von T3-T1 weist vor allem eine klare Trennung von *C. leiodon* gegen *C. hemiodon*, *C. signatus* und *C. amblyrhynchos* auf. Die Werte der drei zuletzt genannten liegen dicht beieinander und sind daher schwer unterscheidbar. Einen quer durch alle anderen Spezies verlaufenden Graph besitzt *C. macloiti*.

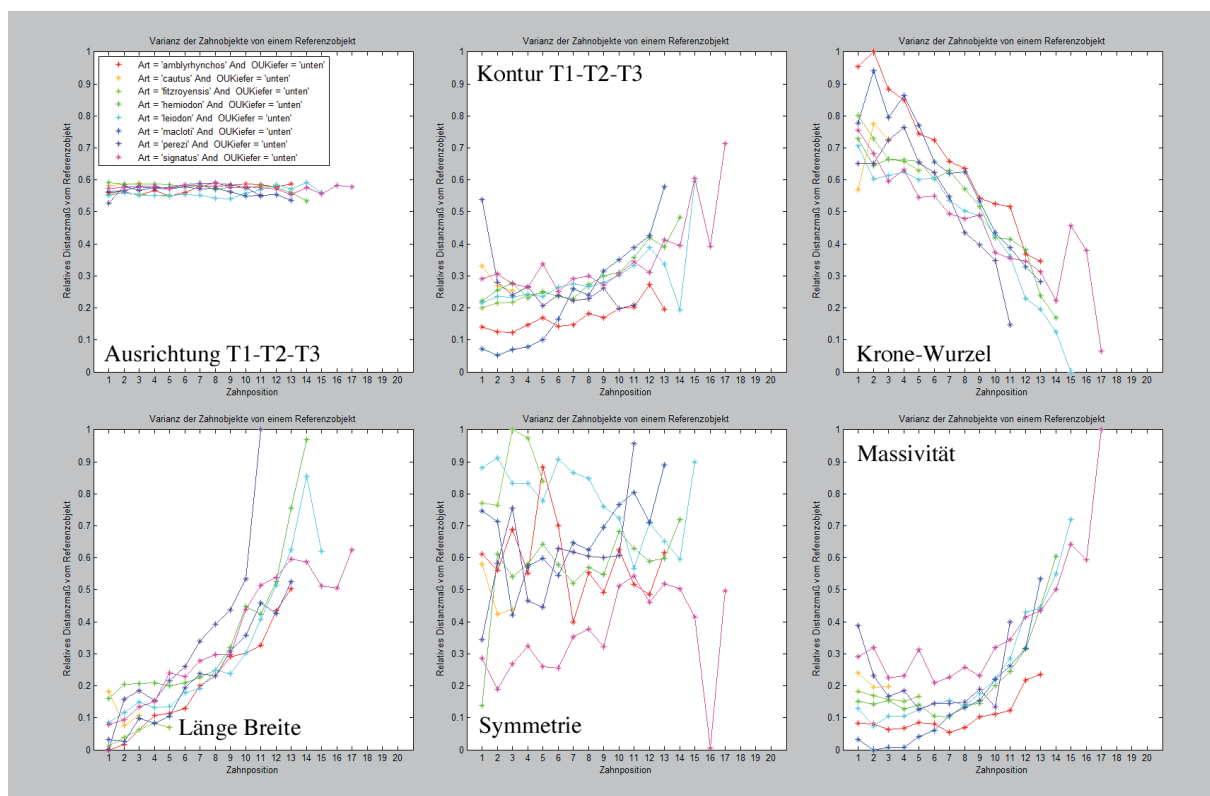


Abb. 67 Detailbewertung der Merkmale der unterkieferbezahnung der *Macloiti*-Gruppe

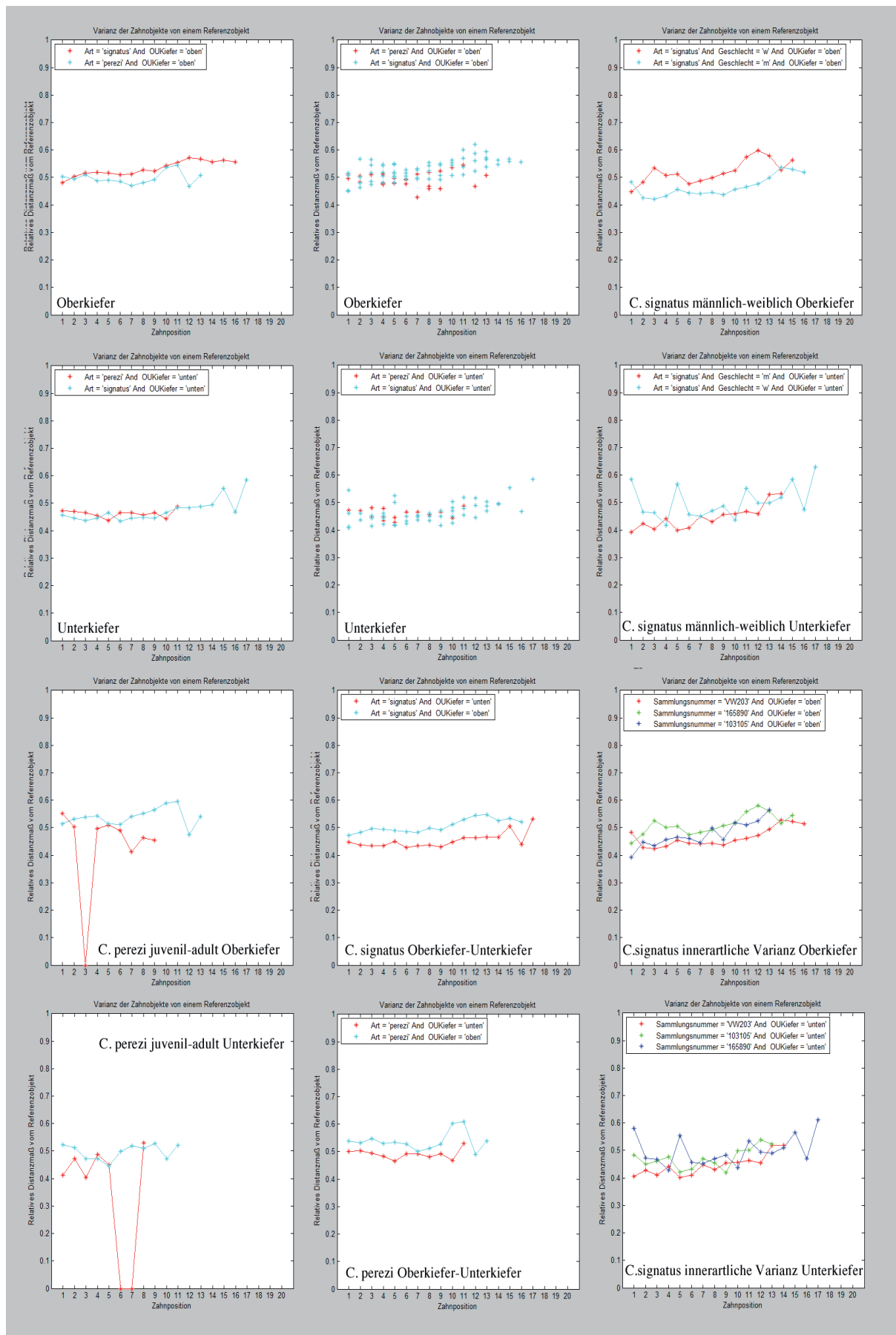
Die beste Differenzierungsmöglichkeit bietet die Distanzwertbetrachtung der Skelettastausrichtung jeweils gegen die x-Achse oder gegen die y-Achse. In beiden Szenarien stellt sich das Differenzierungspotential als besonders gut dar. Alle Graphen sind gut gegeneinander separiert. Die Kurvenverläufe von *Carcharhinus leiodon* und *Carcharhinus hemiodon* grenzen, als die am weitest außen liegenden Spezies, die Graphen der restlichen Vertreter ein. *Carcharhinus signatus*, *C. macloiti* und *C. perezi* staffeln sich in deren Mitte am dichtesten zueinander, sind aber immer noch gut differenzierbar. Diesen drei Arten steht *Carcharhinus amblyrhynchos* gegenüber. Als besonderer Querläufer ist die Kieferposition 1 von *C. perezi* aufzufassen. Zusammenfassend ist festzustellen, dass vor allem die Skelettast-spezifische selektive Konturbetrachtung und die separate Analyse der Ausrichtung jedes einzelnen Astes sehr gute artspezifische Differenzierungsmöglichkeiten bieten.

Berechnet man nun die Distanzmaße der Ausrichtung T1-T2-T3 gegen x-Achse und y-Achse, so zeigen die Kurven der *Macloiti*-Gruppe stark waagerecht ausgerichtete Verläufe mit geringem Differenzierungspotential. Besser stellt sich die Situation für die Werte aller Konturverläufe T1-T2-T3 dar. *Carcharhinus hemiodon*, *leiodon* und *signatus* sind zusammen am weitesten gegen *Carcharhinus amblyrhynchos* separiert. *Carcharhinus macloiti* durchläuft alle anderen Graphen kreuzend, *Carcharhinus perezi* weist wiederum den Ausreißer auf Position 1 auf. Die Einzelmerkmale der Verhältnisse Krone-Wurzel und Länge-Breite generieren zwar dicht beieinander liegende aber trotzdem gut differenzierte Graphen. Besonders stark splitten die Kurvenverläufe beim Merkmal der Symmetrie auf. Im besonderen Maße sind hierbei *C. leiodon* und *C. signatus* voneinander unterscheidbar. Das Massivitätsmerkmal liefert nur im anterolateralen Bereich für alle Spezies gute Ergebnisse. Weiter posterior separieren nur noch *C. signatus*, *C. perezi* und *C. amblyrhynchos* gegeneinander

Test einzelner Spezies der *Macloiti*-Gruppe (Abb. 66)

Im Einzeltest der *Macloiti*-Gruppe können alle Spezies die lediglich durch ein Individuum vertreten werden nicht berücksichtigt werden. Aus diesem Grund konzentriert sich die folgende Analyse auf die Distanzwerte von *Carcharhinus signatus* und *Carcharhinus perezi*. Das erste Diagramm von Abbildung 63 zeigt noch einmal die Distanzwertverteilung beider Spezies, jeweils getrennt nach Ober- und Unterkiefer. Eine klare Separierung ist dabei eher bei Oberkieferzähnen lateraler Stellung zu erkennen. Die Merkmale der Unterkieferzähne erlauben keine eindeutige Zuordnung. Hinweise für eine sexuelle Heterodontie bei Zähnen von *Carcharhinus signatus* sind ebenfalls vorrangig für die Oberkieferzähne auszumachen. Auch hierbei ist eine Differenzierung beider Geschlechter bei Unterkieferzähnen wesentlich schwieriger.

Für *Carcharhinus perezi* konnte zusätzlich die intraspezifische ontogenetische Heterodontie getestet werden. Für eindeutige Aussagen sind die gebotenen Daten jedoch nicht ausreichend.

Abb. 66: Einzeltests der Merkmale der *MacIoti*-Gruppe



Auf Position 3 im Oberkiefer und auf den Positionen 6 und 7 im Unterkiefer liegen zusätzlich keine Daten vor. Eine Tendenz zur ontogenetischen Heterodontie ist aber zweifellos vorhanden. Dies muss zukünftig durch mehr Nachweise in der Datenbank überprüft werden. Die Heterodontie zwischen Ober- und Unterkiefer ist aber bei beiden Spezies eindeutig erkennbar. Außerdem konnte für *C. signatus* eine deutliche Tendenz zur ausgeprägten innerartlichen Variabilität der Oberkieferzähne festgestellt werden.

1.2.3. Die *Sealei*-Gruppe

Die Mitglieder der *Sealei*-Gruppe weisen zahnmorphologische Eigenheiten auf, die sich vor allem auf die besondere Form der Kronenspitzen in Ober- und Unterkiefer beziehen. Die Kronenspitzen im Oberkiefer zeigen eine sigmoidal geschwungene, meist leicht serrulierte, mesiale Schneidekante. In der Regel ist der mesiale Übergang von Kronenspitze in Kronenschulter fließend oder nur durch eine schwache Depression angedeutet. Auf der distalen Zahnseite ist die Kronenschulter hingegen im spitzen bis rechten Winkel gegen die Kronenspitze abgesetzt. Zusätzlich trägt die distale Kronenschulter stets eine kräftige Serrulation oder drei bis sechs Nebenzähne. In zunehmend posteriorer Kieferstellung neigen sich die Kronenspitzen deutlich zur distalen Kronenschulter ab. Die Arten der *Sealei*-Gruppe weisen eine ausgeprägte, dignathe Heterodontie auf. Die Zähne im Unterkiefer sind wesentlich graziler, mit einer schmalen, gerade spitz-spießförmigen bis leicht in anteriorer Richtung gebogenen sichelförmigen Kronenspitze. In zunehmend posterioren Positionen nimmt das Größenverhältnis von Krone zu Wurzel rapide zugunsten der Wurzel ab. Die Krone, vor allem der Unterkieferzähne, versinkt dabei regelrecht in den Wurzeln und ist in Nähe der Kommissur kaum noch wahrnehmbar oder schlicht nicht mehr vorhanden. Eine Art Sonderstatus nimmt *Carcharhinus borneensis* ein, dessen Kronenspitze im Oberkiefer deutlich kräftiger ist als jene der restlichen Mitglieder und dessen mesiale Schneidekante weniger sigmoidal geschwungen ist. Zusätzlich ist die mesiale Schneidekante der Oberkieferzähne stärker serruliert.

Die Vertreter der *Sealei*-Gruppe sind durchweg kleine bis höchstens mittelgroße Haie der Flachwasserregionen des Indo-Pazifiks. Der Borneohai, *Carcharhinus borneensis*, ist ein kleiner Hai mit einer Maximallänge von etwa 100 cm. Seine Lebensweise ist weitgehend unbekannt. Wahrscheinlich kommt er vor allem in Küstennähe vor. Der Weißwangenhai, *Carcharhinus dussumieri*, kommt in den asiatischen Küstengewässern vom Persischen Golf über Indien bis nach China, Japan und wahrscheinlich den Philippinen vor. Er ist ein kleiner und ziemlich schlanker Hai mit einer Maximallänge von etwa 100 cm und einer durchschnittlichen



Körperlänge zwischen 70 und 90 cm. Als ausgesprochene Flachwasserart, die vor allem am Meeresboden des Kontinentalschelfs bis in Tiefen von 170 m vorkommt, ernährt er sich vor allem von kleinen Knochenfischen, Krebstieren und Tintenfischen.

Der Schwarzfleckhai, *Carcharhinus sealei*, lebt in den Küstengebieten des Indischen Ozeans und im Indo-Pazifik. Auch er ist ein vergleichsweise kleiner und schlanker Hai mit einer durchschnittlichen Größe von weniger als 100 cm. Er ist im Bereich des Kontinentalschelfs sowie an Inselsockeln von der Oberfläche bis in Tiefen von etwa 40 m, auf der Jagd nach kleineren Knochenfischen und Wirbellosen. Der Fleckzahnhai, *Carcharhinus sorrah*, besiedelt die Küstengebiete des Indischen Ozeans und des Indo-Pazifik. Als mittelgroßer Hai mit einer durchschnittlichen Größe von 120 bis 140 cm und Maximallängen bis 160 cm, hält er sich vorrangig in Küstennähe im Bereich des Kontinentalschelfs sowie an Inselsockeln von der Oberfläche bis in Tiefen von etwa 70 m auf. Sein bevorzugter Lebensraum sind die Riffregionen, die Lebensräume seiner Beute, verschiedene Knochenfische und Wirbellose, wie Tintenfische.

Analyse der Datenplots der Relativen Distanzmaße der *Sealei*-Gruppe (Abb. 67)

Beim Blick auf die Datenplots der Distanzmaße der *Sealei*-Gruppe wirkt sich vor allem die geringe Datendichte der einzelnen Spezies aus. Einzig *Carcharhinus dussumieri* ist durch zwei weibliche und ein männliches Individuum vertreten. *Carcharhinus sealei* bringt zumindest noch zwei Vertreter in die Datenbank ein. Für die anderen beiden Spezies konnte jeweils nur ein Exemplar untersucht werden. Insofern kann die morphometrische Untersuchung der Zahnmerkmale nur eine artspezifische Tendenz aufzeigen. Für standfeste Anhaltspunkte, welche Merkmale die einzelnen Spezies unterscheidbar machen und ob diese nur anhand ihrer Zahnmerkmale differenzierbar sind, werden deutlich mehr Individuen in die Berechnungen der Datenbank mit einfließen müssen. Anhand der verarbeiteten Daten konnte zumindest erkannt werden, dass die Spezies am ehesten im lateralen bis posterolateralen Kieferabschnitt des Oberkiefers die größten morphologischen Unterschiede besitzen. Es zeichnet sich aber auch auf Kieferposition 1 eine gewisse Differenzierung ab, die es in zukünftigen Arbeiten mit mehr Material weiter zu beleuchten gilt. Die zwei augenscheinlichsten Antagonisten sind wohl *Carcharhinus dussumieri* und *Carcharhinus sorrah*. Die Werte der anderen beiden Vertreter befinden sich mehr oder minder in direkter Nachbarschaft bzw. zwischen den zuvor genannten. Im Unterkiefer finden sich die Werte von *C. borneensis* und *C. sorrah* beinahe deckungsgleich. *C. dussumieri* und *C. sealei* sind ebenfalls eher schwach separiert. Es musste festgestellt werden, dass mit der vorliegenden Datenfülle wohl kaum eine artspezifische Differenzierung möglich sein wird.

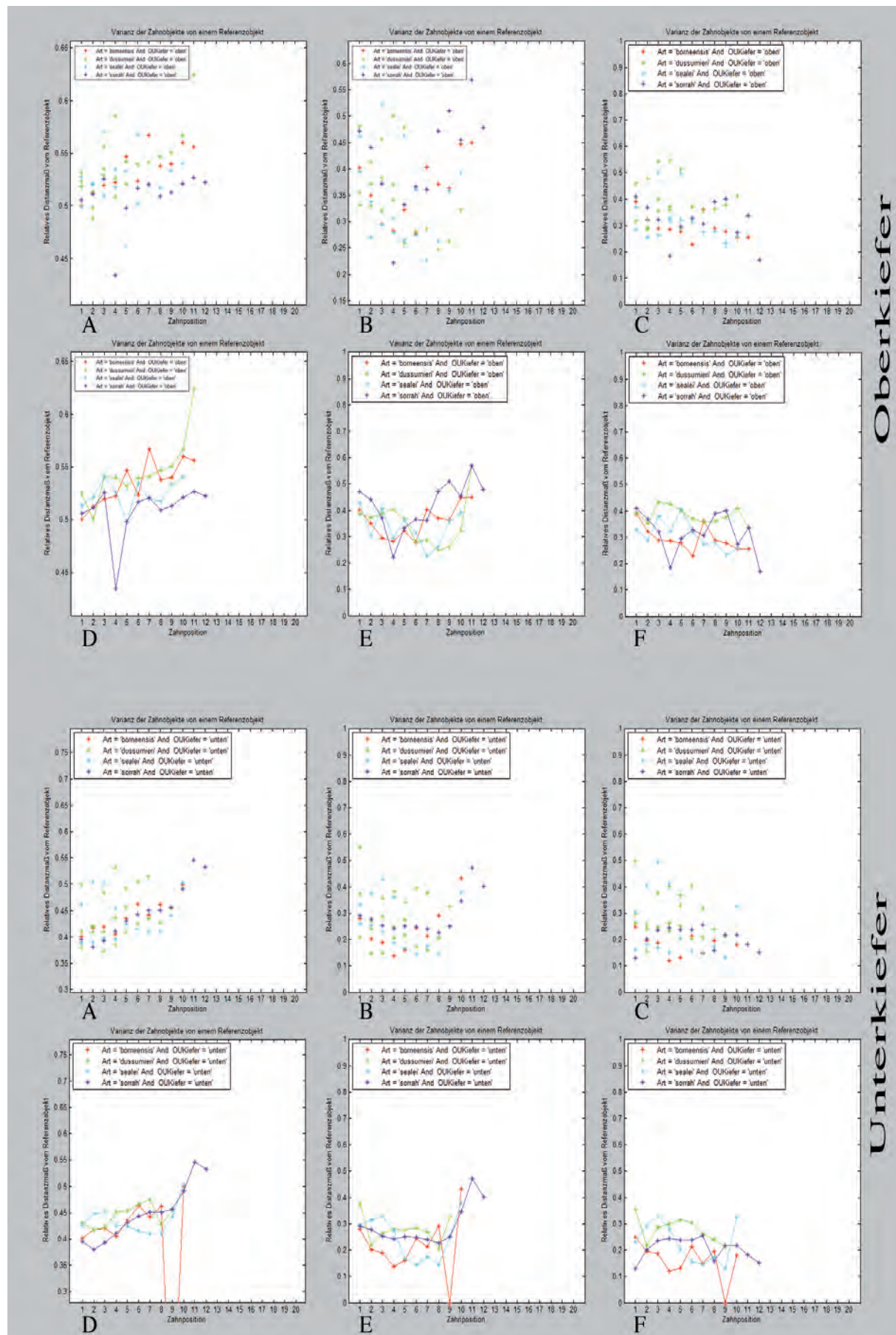
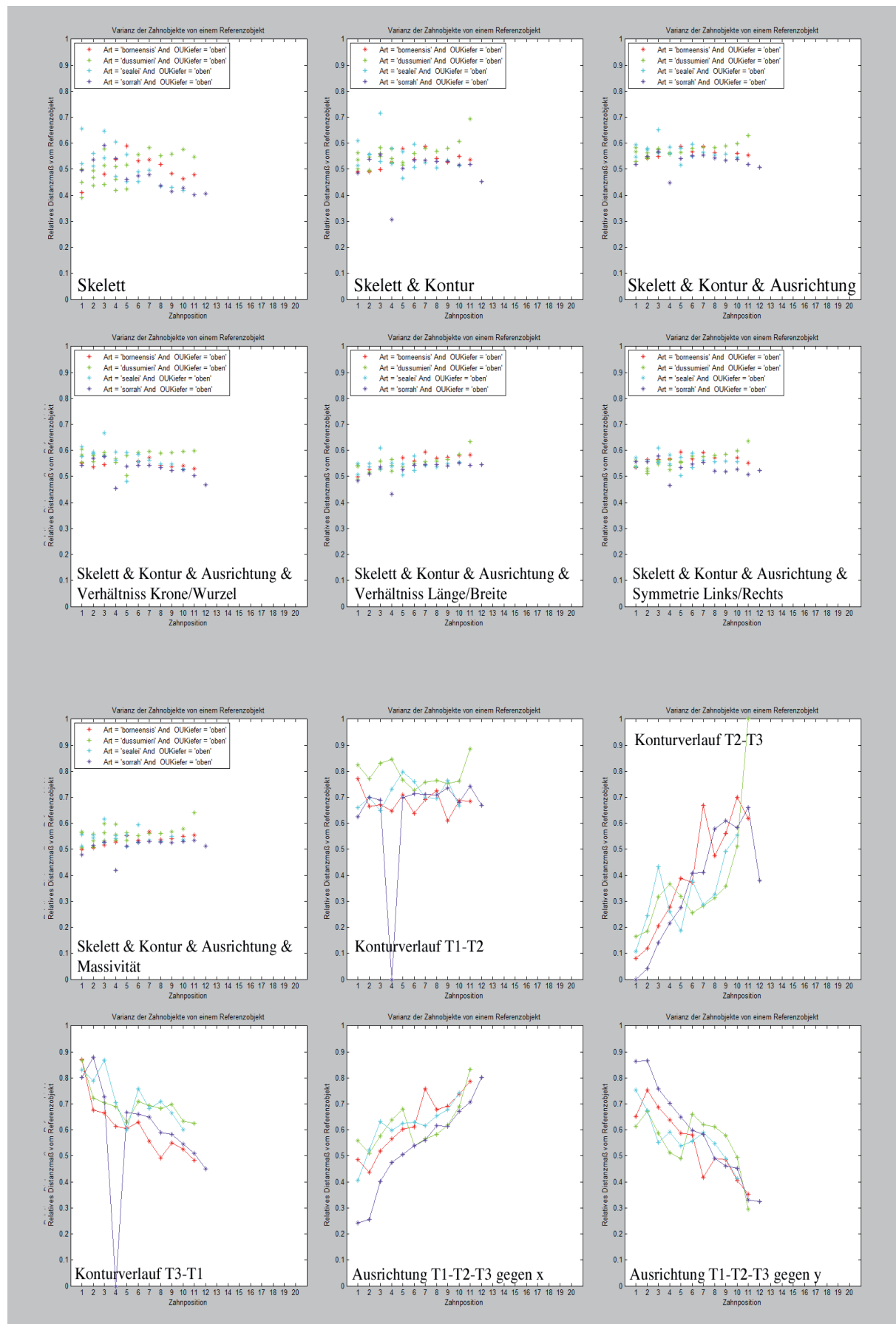


Abb. 67: Datenplots der Relativen Distanzmaße der *Sealei*-Gruppe

Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Oberkieferzähne der *Sealei*-Gruppe (Abb. 68, 69)

Bei der Analyse der Distanzmaße des Merkmalsvektors Skelett für die Oberkieferbezahnung, bestätigt sich der Eindruck aus dem Gesamtmerkmalsvektor, wobei die Werteverläufe der Spezies *Carcharhinus sorrah* und *Carcharhinus borneensis* eng gestaffelt und korreliert sind, sowie jene von *Carcharhinus sealei* und *Carcharhinus dussumieri* sich kreuzen. Im Grunde gehen die Formmerkmale direkt von *C. sealei* in *C. sorrah*, dann in *C. dussumieri* und schließlich in *C. borneensis* ineinander über. Die Frage die es in zukünftigen Analysen zu klären gilt wird sein, wie sich dieses Bild mit wesentlich mehr Daten entwickeln wird. Die weitere Zuschaltung von Merkmalen bringt zumindest in anteriorer und posteriorer Stellung eine verbesserte Aufsplittung der Distanzwerte, wobei sich deren Verläufe weiterhin im zentralen lateralen Bereich kreuzen. Die Kombination der Merkmalsvektoren Skelett-Kontur-Ausrichtung zeigt dann eine bogenförmige Separierung der Werteverläufe von *C. sorrah*, mit nach oben gebogenem Graphen, und *C. dussumieri* mit nach unten gebogenem Graphen. Am Scheitelpunkt der Graphen erfolgt auch die größte Annäherung der Distanzwertverläufe im lateralen Bereich. Das Verhältniss von Länge-Breite und die Symmetrie separieren dann etwas stärker die Werte von *C. borneensis*. Das Merkmal der Massivität parallelisiert die Verläufe von *C. borneensis* und *C. sorrah* auf der einen Seite und jene von *C. sealei* und *C. borneensis* auf der anderen Seite. Eine eindeutige artspezifische Differenzierung ist aber nicht möglich. Deutlich besser sieht die Situation bei der Betrachtung der einzelnen Konturverläufe aus. Der Konturverlauf T1-T2 separiert *C. borneensis* gegen *C. dussumieri*. *Carcharhinus sealei* und *C. sorrah* verlaufen weiterhin eng beieinander, wobei *C. sorrah* seinerseits deutlich gegen *C. dussumieri* differenziert. Die Konturverläufe von T2-T3 und T3-T1 ergeben keine verbesserte Separierung. Die Ausrichtung von T1-T2-T3 gegen die x-Achse hingegen ergibt eine klare Trennung der Graphen von *Carcharhinus borneensis* und *Carcharhinus sealei*, die weiterhin eng beieinander liegen, gegen den Kurvenverlauf von *Carcharhinus sorrah*. *Carcharhinus dussumieri* differenziert im anterioren bis anterolateralen Kieferbereich noch gut gegen *C. sorrah*, nähert sich aber im posterioren Bereich diesem wieder an und kreuzt die anderen Spezies. Die entsprechende Ausrichtung gegen die y-Achse ergibt vergleichbare Differenzierungsmöglichkeiten.

Die Skelettastausrichtung erbringt wiederum das bekannte Bild der angenäherten Speziesgraphen. Deutlich wird aber auch, dass vor allem *Carcharhinus sorrah* und *Carcharhinus*



borneensis wesentlich besser gegeneinander differenziert werden können. *Carcharhinus dussumieri* und *Carcharhinus sealei* sind sehr stark einander angenähert. Die gemeinsame Konturanalyse T1-T2-T3 zeigt ein relativ diffuses Bild ohne eindeutige Unterscheidungsmöglichkeiten. Die Betrachtung der Einzelmerkmale hingegen liefert ein wirksames Instrumentarium zur Speziesdifferenzierung. Bei allen vier Merkmalskomplexen ist eine ausgeprägte Aufweitung der Graphen gegeneinander zu verzeichnen. Besonders das Verhältnis Länge-Breite separiert die Graphen von *Carcharhinus sealei* und *Carcharhinus borneensis* derart, dass eine Klassifikation der Zähne zu der einen oder Anderen Art möglich ist. Auch der sehr geradlinige Verlauf des Graphen von *C. sorrah* erlaubt eine Spezifikation der Werte. *Carcharhinus dussumieri* weist einen Knick im Kurvenverlauf auf, trotzdem ist dieser gut artspezifisch separiert. Gänzlich anders wirkt das Bild der Symmetrieanalyse. Hier gruppieren sich *C. sorrah* und *C. borneensis* relativ parallel und separiert zueinander und sehen *C. sealei* und *C. dussumieri* in ähnlicher Weise entgegengesetzt gestaffelt und deren Verläufe kreuzend. Das Merkmal der Massivität liefert lediglich im anterioren Kieferbereich brauchbare Unterscheidungsmöglichkeiten von *C. dussumieri* als am weitesten separierten Vertreter, gegen *C. sealei* und die gestaffelten *C. sorrah* und *C. borneensis*.

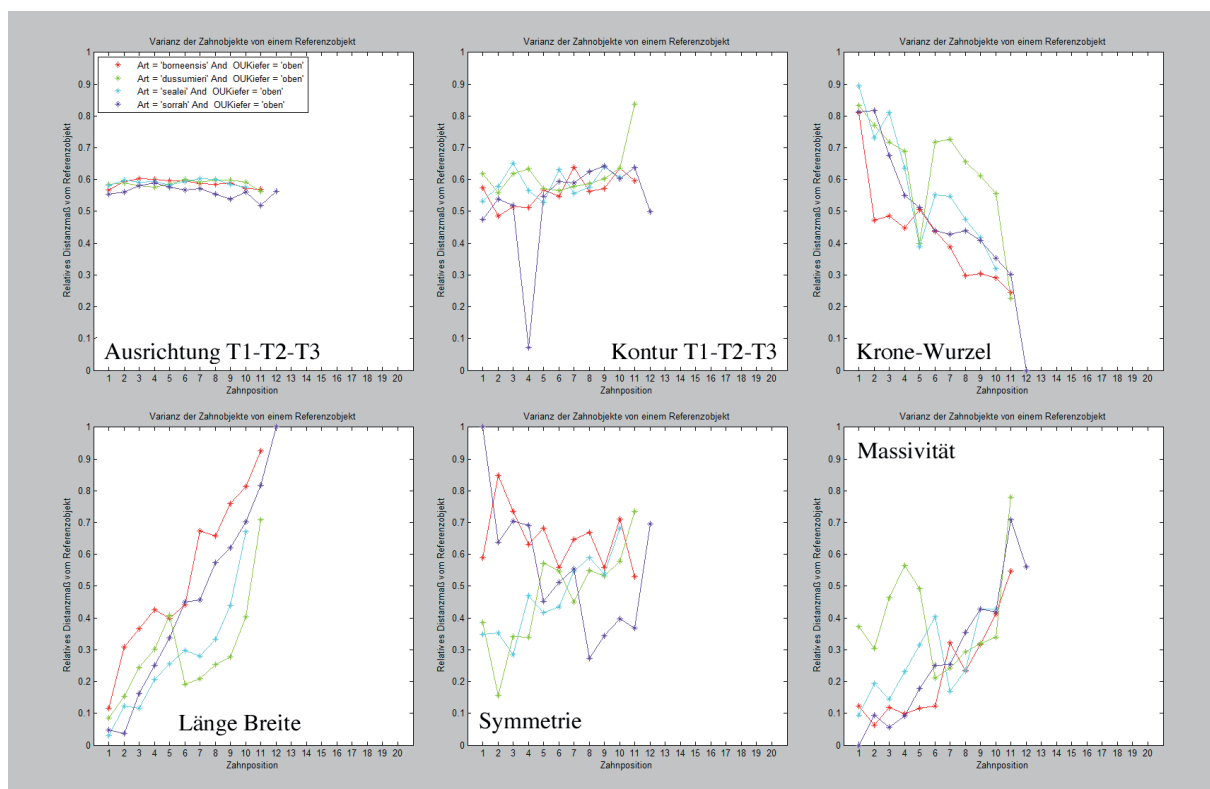


Abb. 69: Detailbewertung der Merkmale der Obererkieferbezahnung der *Sealei*-Gruppe



Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Unterkieferzähne der *Sealei*-Gruppe (Abb. 70, 71)

Die Analyse der Distanzmaßwerte der Unterkieferzähne der einzelnen Merkmalskomplexe, ergibt für die alleinige Betrachtung des Skelettes eine Zweiteilung in eine Gruppe, bestehend aus *Carcharhinus borneensis* und *Carcharhinus sorrah* mit eng parallel beieinander verlaufenden Graphen und einer Gruppe aus *Carcharhinus dussumieri* und *Carcharhinus sealei*, deren höhere Einzeldatenmenge weiter gestreut ist und einen gemeinsamen Wertebereich einnimmt. Die Zuschaltung aller weiteren Einzelmerkmale ergibt keine wesentliche Veränderung dieses Bildes. Es erfolgt lediglich eine Verschiebung des *dussumieri-sealei* Paares gegen das *borneensis-sorrah* Paar und eine geringfügige Verbesserung der Separierung gegen dieses. Ein anderes Bild zeichnen die Werte des relativen Distanzmaßes der Konturverläufe. Bei T1-T2 setzt sich der Graph von *Carcharhinus dussumieri* deutlich von den anderen drei Spezies ab, wobei die enge Staffelung von *C. borneensis* und *C. sorrah* bestehen bleibt und *C. sealei* etwas verschoben von diesen liegt. Der Konturverlauf T2-T3 ergibt keine verwertbaren Anhaltspunkte zur Differenzierung der Spezies und bei der Betrachtung von T3-T1 erfolgt eine enge Korrelation von *C. dussumieri* und *C. borneensis*. Mit ein wenig Abstand verlaufen die Graphen der anderen beiden Vertreter relativ parallel zu den zuvor genannten, so dass eine Differenzierung schwierig ist. Der Ausreißerwert bei *C. borneensis* auf Position 9 ist auf fehlende Werte an dieser Position zurückzuführen. Die Ausrichtung gegen die x-Achse und y-Achse zeigt die Werte von *C. borneensis*, *C. dussumieri* und *C. sorrah* gestaffelt beieinander. *Carcharhinus sealei* separiert im anterolateralen Bereich, quert deren Verläufe in zentraler lateraler Kieferposition, um sich in posterioren Stellungen wieder zu entfernen. Diese Spezies lässt sich somit am ehesten morphometrisch von den drei anderen Vertretern unterscheiden.

Die Analyse der Merkmalskomplexe Kontur und Ausrichtung ergab keine wesentliche Verbesserung der Artunterscheidung. Die alleinige Betrachtung der Verhältnisse von Krone-Wurzel und Länge-Breite zeigt aber vor allem für *Carcharhinus borneensis* und *Carcharhinus sorrah* klar separierte und relativ geradlinig parallel laufende Graphen. Diese beiden Attribute scheinen besonders gut zur Differenzierung dieser Spezies geeignet zu sein. Diese Vermutung muss aber durch mehr Einzelwerte für jede Spezies überprüft werden. Die Kurvenverläufe von *C. dussumieri* und *C. sealei* sind zwar nicht so harmonisch und stärker abgehackt, trotzdem ist eine eindeutige Artspezifität vor allem im anterolateralen Bereich erkennbar. Das Merkmal der Symmetrie separiert die einzelnen Spezies vorrangig im anterioren Bereich von Kieferposition 1 bis 3





Abb. 70: Datenplots der selektiven Merkmalsauswahl für die Unterkieferbezeichnung der *Sealei*-Gruppe

. Das Merkmal der Massivität separiert ebenso vor allem im anterolateralen Bereich, wobei *C. dussumieri* und *C. sealei* zunächst eng parallel verlaufen und *C. sealei* dann im zentralen lateralen Bereich abknickt und zu den beiden anderen eng aneinander verlaufenden *C. borneensis* und *C. sorrah* über schwenkt. Insgesamt wird deutlich, dass, je mehr Zähne pro Spezies in die Berechnung mit einfließen, auch die Streuung mitunter enorm ansteigt. Dies belegt die starke innerartliche Variation der Zahnformen, die eine solide Zuordnung der Zähne erschwert.

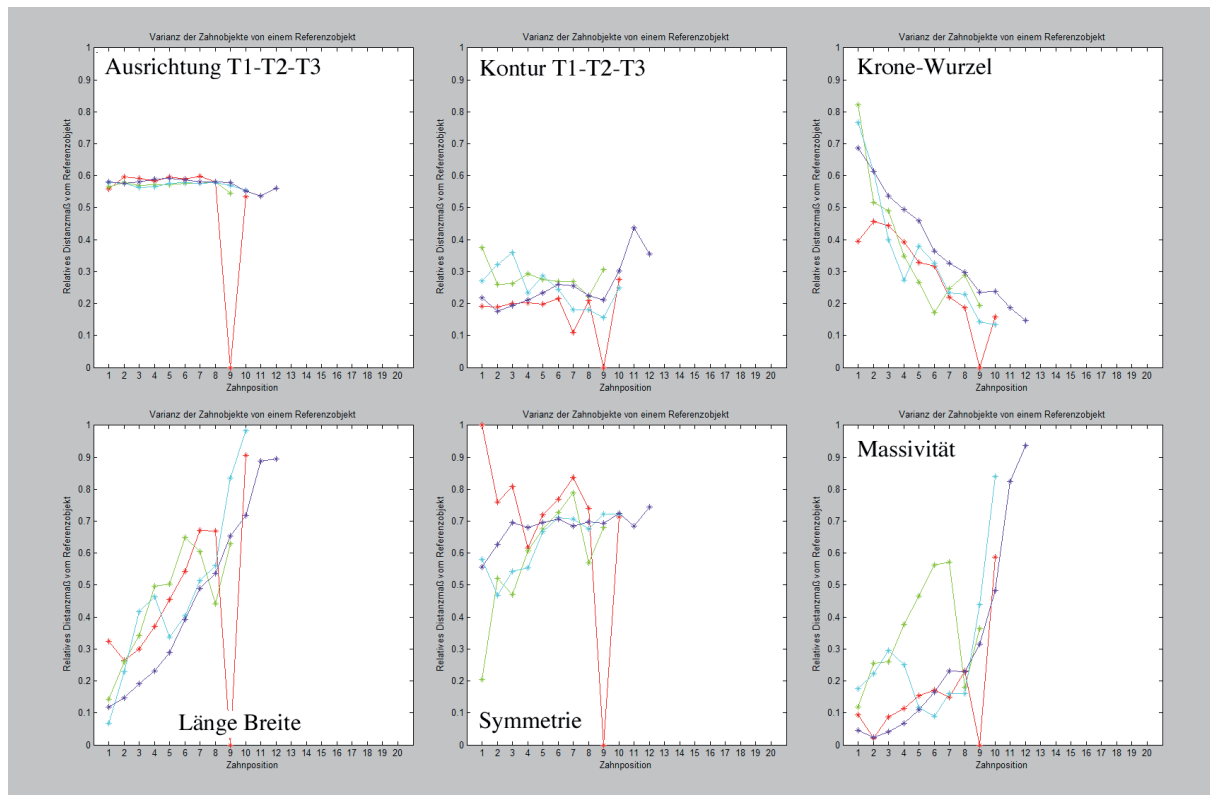


Abb. 71 Detailbewertung der Merkmale der unterkieferbezahnung der *Sealei*-Gruppe

Test einzelner Spezies der *Sealei*-Gruppe (Abb. 72)

Die folgenden Spezies der *Sealei*-Gruppe zeigen eindeutige dignathe Heterodontie: *Carcharhinus borneensis*, *Carcharhinus dussumieri* und *Carcharhinus sealei*. Bei *Carcharhinus sorrah* sind ebenfalls dignathe heterodinte Tendenzen erkennbar aber nicht so deutlich wie bei den anderen Taxa. Für *C. dussumieri* konnte zusätzlich die zahnmorphologische Auswirkung sexueller Heterodontie getestet werden, klare Anhaltspunkte für morphologische Differenzen zwischen männlichen und weiblichen Zähnen konnten belegt werden. Die separate Analyse der männlichen und weiblichen Zähne zeigte aber auch, dass innerhalb der Geschlechter, die dignathe Heterodontie geringer ist, als bei der Berechnung der Distanzwerte mit beiden Geschlechtern als Ausgangswerte. Darüber hinaus wurden die Mitglieder, der im Bezug auf

ihre morphologischen Eigenschaften sehr ähnlichen *Sealei*- und *Acronotus*-Gruppe, gegeneinander morphometrisch analysiert. Dies erbrachte eindeutige Differenzen zwischen beiden Großgruppen und somit gute artspezifische Unterscheidungsmöglichkeiten. Allerdings muss auch mit Nachdruck darauf hingewiesen werden, dass relativ flache, waagerechte Kurvenverläufe auch immer ein Hinweis auf eine geringe monognathe Heterodontie ist. Dies gilt nicht nur für die Untersuchungen der Einzeltests, sondern generell. Das bedeutet, dass die Zähne eines Kieferastes untereinander geringere artspezifisch wirksame Attribute aufweisen, je waagerechter die Kurven verlaufen und je ähnlicher somit auch deren relativen Distanzwerte bezogen auf den Nullvektor sind. Mit diesem Hintergrund dürfte es sich als relativ schwierig erweisen, auch die korrekte Zahnposition zu definieren, wenn keine vollständige Zahnfolge vorliegt.

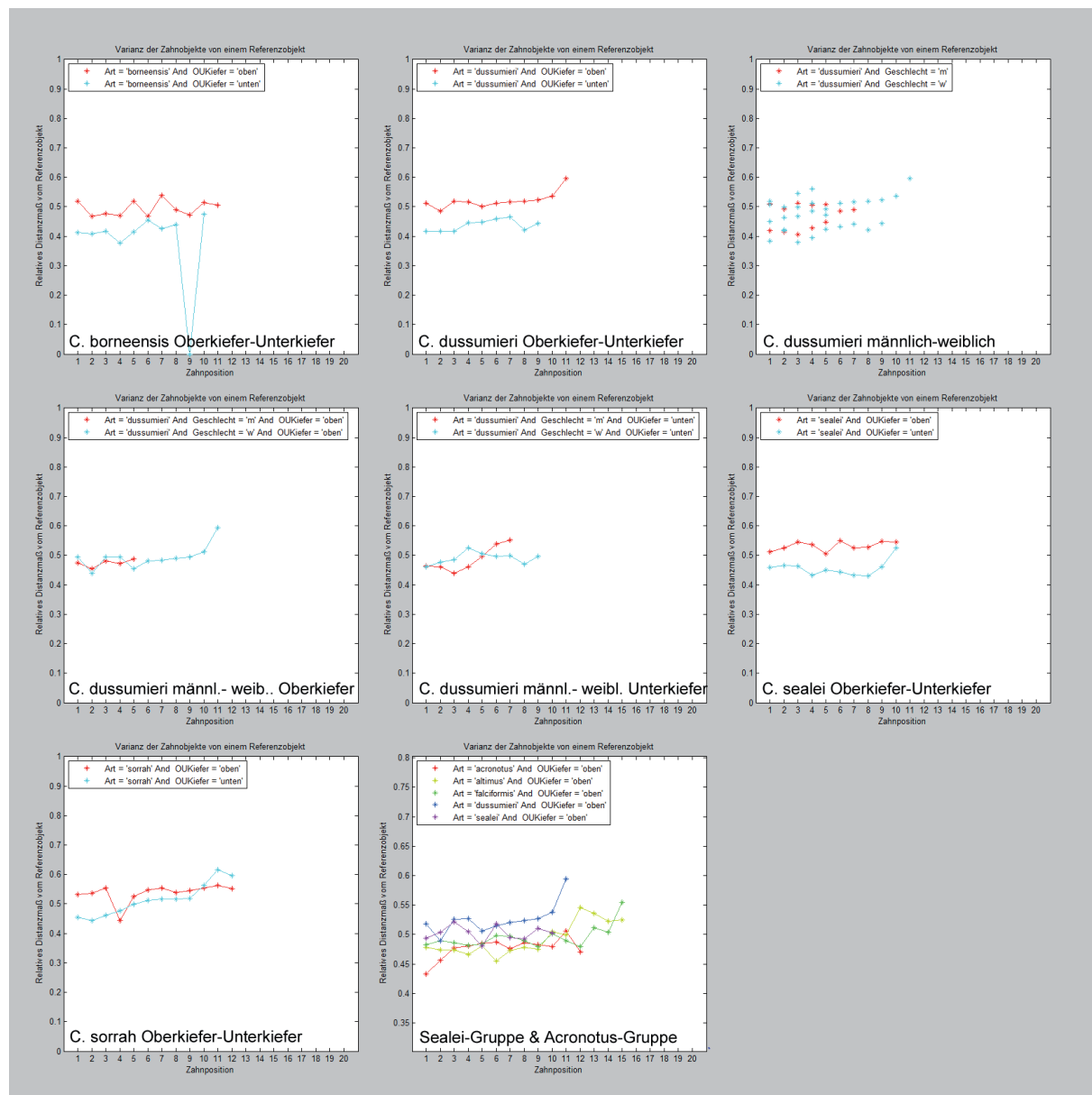


Abb. 72: Einzeltests der Merkmale der *Sealei*-Gruppe



1.2.4. Die *Acronotus*-Gruppe

Die Zahnmorphologie der *Acronotus*-Gruppe entspricht in weiten Teilen jener der *Sealei*-Gruppe. Unterschieden werden die beiden Gruppen vor allem durch die markant stärker aufgerichtete Kronenspitze bei Zähnen der *Acronotus*-Gruppe. Die restlichen Attribute, wie etwa die charakteristische sigmoidal geschwungenen Kontur der mesialen Schneidekante werden von beiden Gruppen geteilt. Die aufrechte Krone ist allerdings so markant, dass eine Trennung gerechtfertigt erscheint. Die Mitglieder der *Acronotus*-Gruppe gehören zu den größeren Vertretern der Carcharhinidae. Der Schwarznasenhai, *Carcharhinus acronotus*, ist ein mittelgroßer Hai mit einer maximalen Körperlänge von etwa 200 cm und Durchschnittslängen von 125 cm. Als Küsten- und Flachwasserart, ist er über sandigem und korallenartigem Untergrund auf der Jagd nach Knochenfischen der Uferzonen. Sein Lebensraum umfasst im Atlantischen Ozean die tropischen Gewässer der Küstengebiete Nordamerikas von South Carolina bis Florida, die Bahamas und den Golf von Mexiko, sowie die südamerikanische Ostküste bis nach Südbrasilien. Dabei kommt er vor allem in flachen Gewässern über dem Kontinentalschelf vor.

Der Großnasenhai, *Carcharhinus altimus*, gehört zu den großen Vertretern seiner Gattung, mit einer maximalen Körperlänge von knapp drei m und Durchschnittslängen von zweieinhalb m. Als ausgesprochene Tiefenwasserform, die vor allem im bodennahen Bereich des Kontinentalsockelabhangs in Tiefen zwischen 250 und 430 m vorkommt, ernährt sie sich räuberisch vor allem von verschiedenen Knochenfischen, kleineren Haien und Rochen. Der Seidenhai, *Carcharhinus falciformis*, ist mit zwei bis knapp dreieinhalb m der größte Vertreter dieser Gruppe und kommt weltweit in tropischen und subtropischen Regionen, sowohl in Küstennähe als auch ozeanisch, vor. Seine bevorzugte Wassertiefe liegt in den oberen 500 m, wo er Fische und Weichtiere jagt.

Analyse der Datenplots der relativen Distanzmaße der *Acronotus*-Gruppe (Abb. 73)

Die Analyse der Datenplots der relativen Distanzmaße der Oberkieferbezahnung, zeigen zunächst keine eindeutige Separierung der einzelnen Graphen. Die Spezies scheinen zum einen relativ ähnliche Formmerkmale aufzuweisen, was aufgrund der gemeinen Gruppenzugehörigkeit zu erwarten war, zum anderen ist die innerartliche Varianz recht ausgeprägt. Etwas besser stellt sich die Situation für die Abtragung der relativen Distanzmaße gegen den Gesamtmittelwert der Distanzwerte aller Datenbankeinträge dar. Trotzdem ist auch in diesem Fall eine eindeutige Zuordnung sehr schwierig und höchstens für posterolaterale Zahnpositionen von *Carcharhinus altimus* gegen die anderen beiden Spezies möglich.



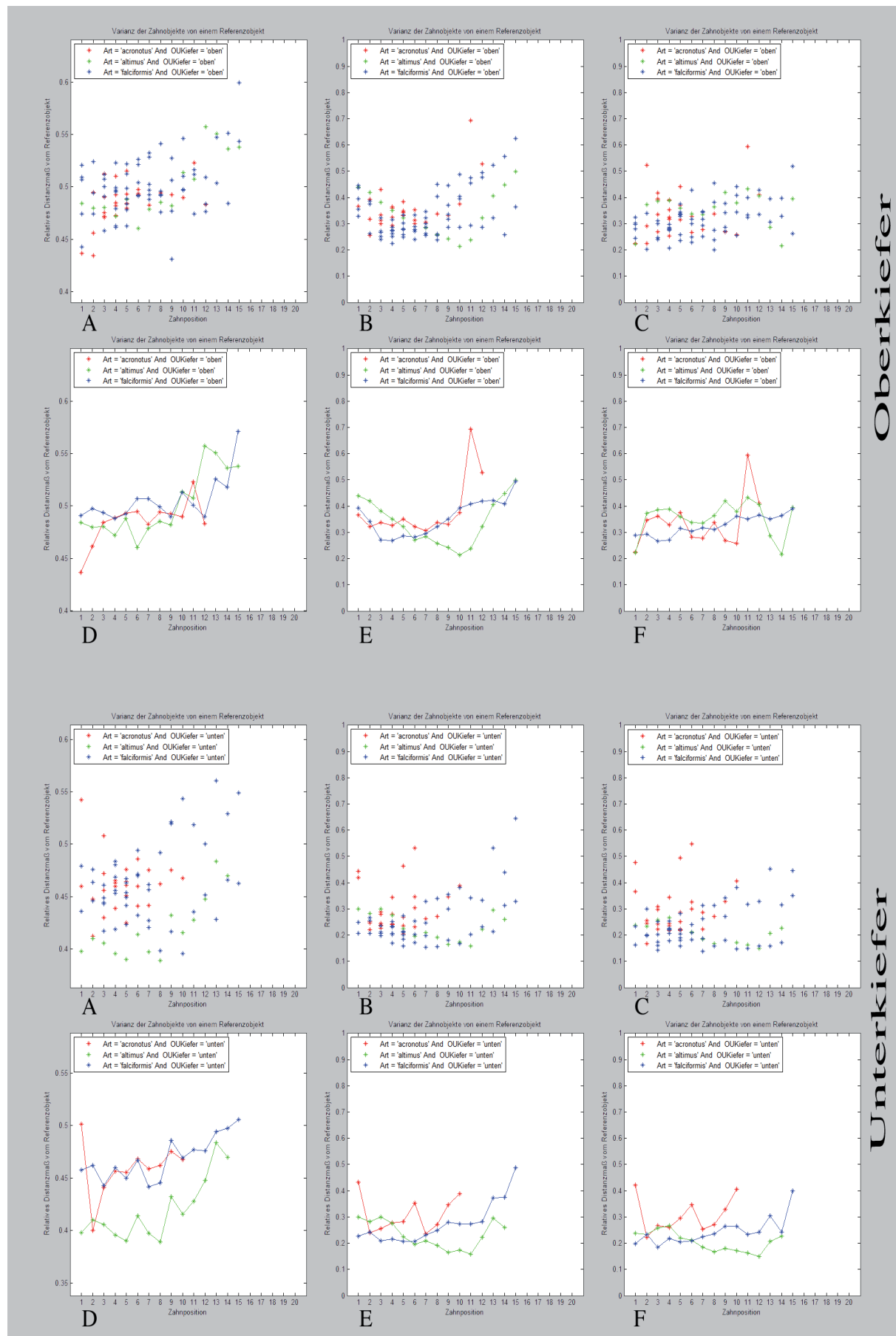


Abb. 73: Datenplots der relativen Distanzmaße der *Acronotus*-Gruppe



Bezogen auf den Positionsmittelwert der Datenbankeinträge ist die Verteilung der Werte wiederum wesentlich diffuser. Bei der Unterkieferbezahnung ist eine Separierung der Werte von *Carcharhinus altimus* auf beinahe allen Positionen gegen die anderen beiden Spezies zu erkennen. Ebenso deutlich ist aber auch die enorme Bandbreite der Werteverteilung, Zeichen der innerartlichen Varianz von *C. falciformis* und *C. acronotus*. Bezogen auf die Gesamt- bzw. Positionsmittel zeigt sich zwar eine gute Aufweitung und Trennung der Graphen, ebenso deutlich wird aber auch der ständig kreuzende Verlauf der Graphen und das damit verbundene verringerte Differenzierungspotential.

Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Oberkieferzähne der *Acronotus*-Gruppe (Abb. 74, 75)

Die selektive Merkmalsauswahl für die Oberkieferbezahnung, mit schrittweiser Zuschaltung der einzelnen Merkmalskomplexe, erbringt beim Merkmal Skelett keine Anhaltspunkte zur Artunterscheidung. Die drei Mitglieder der *Acronotus*-Gruppe verfügen im Bezug auf deren Skeletteigenschaften über sehr geringes Differenzierungspotential. Auch die Zuschaltung der weiteren Merkmalskomplexe sorgt für keine Verbesserung. Erst mit individueller Analyse der Konturverläufe werden morphologische Unterschiede offenbar. Dabei überschneiden sich die Graphen im Konturverlauf T1-T2 im lateralen Kieferbereich und verlaufen sternförmig gegeneinander versetzt. Die Distanzwerte der Konturverläufe T2-T3 stellen sich als parallel verlaufende Graphen dar, die ihrerseits recht gut gegenseitig separiert sind. Ein ähnliches Bild zeigt sich für den Konturverlauf T2-T3. In beiden Fällen wird eine deutliche Richtungsänderung der Graphen im posterioren Bereich sichtbar. Die gemeinsame Berechnung der Distanzwerte, bezogen auf die Ausrichtung der Skelettäste T1-T2-T3 gegen x- Achse und y-Achse zeigt relativ gleichmäßige und gut separierte Kurven. *Carcharhinus altimus* ist hierbei etwas deutlicher gegen die beiden anderen Arten abgesetzt. *Carcharhinus acronotus* weist wiederum einen markanten Knick des Graphen auf Position 11 auf.

Die Kombinationswerte für die Ausrichtung aller Skelettäste, zeigen bis auf den bereits beschriebenen Ausreißerwert für *Carcharhinus acronotus* auf Position 12, keinerlei verwertbare Informationen. Auch die kombinierten Konturverläufe zeigen lediglich im anterioren Abschnitt auf den Positionen 1 und 2, sowie auf den generell relativ attributarmen und wenig verwertbaren posterioren Positionen, eine grafische Trennung der Distanzwerte.



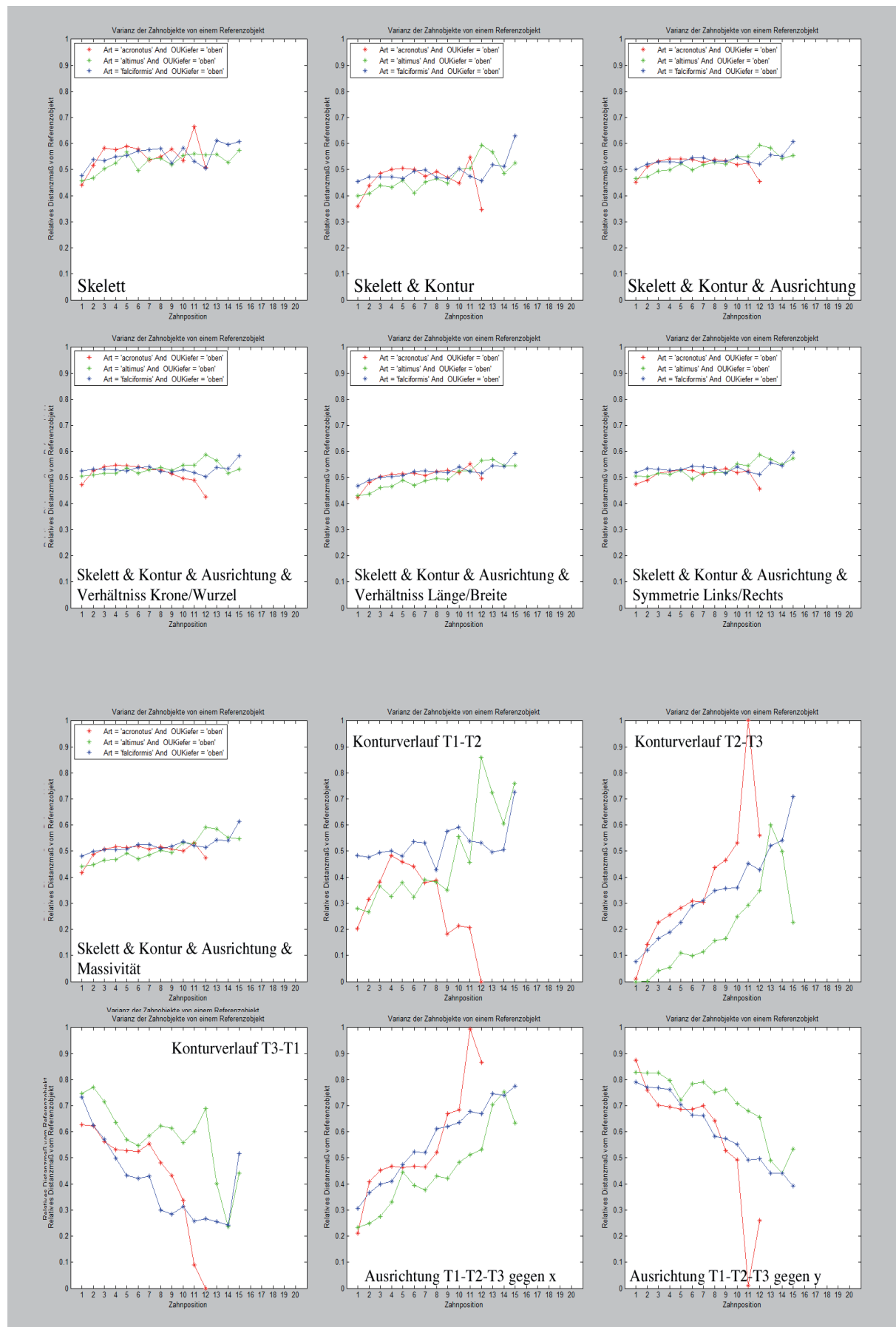


Abb. 74: Datenplots der selektiven Merkmalsauswahl für die Oberkieferbezahnung der *Acronotus*-Gruppe

Markant bessere Möglichkeiten zur Artunterscheidung liefern die Verhältniswerte von Krone-Wurzel und Länge-Breite. In beiden Kombinationen trennt sich der Werteverlauf von *Carcharhinus altimus* klar von denen der beiden anderen Spezies, die ihrerseits, trotz des Kreuzungsbereiches um Kieferposition 8, auch gut separiert voneinander stehen. Hierbei erfolgt die beste Trennung wiederum im posterioren Bereich ab Position 9.

Etwas anders sieht die Situation bei der Berechnung der Distanzwerte von Symmetrie und Massivität aus. Im Bezug auf die symmetrische Distanz werden erstmals auch die anterioren Kieferbereiche deutlich artspezifisch unterscheidbar, wobei vor allem *Carcharhinus acronotus* entscheidend von den etwas näher beieinander liegenden anderen Spezies isoliert erscheint. Eine Differenzierung aller Spezies ist bei diesem Merkmalskomplex durchweg möglich und diese Tendenz sollte mit mehr Daten überprüft werden. Die Betrachtung der Massivität liefert die besten Ergebnisse auf allen anterolateralen Positionen bis zur 8. Zahnstellung. Danach bewegen sich die Graphen wieder deutlich aufeinander zu. Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass das zunächst noch geringfügige Artunterscheidungspotential innerhalb der *Acronotus*-Gruppe, zumindest mittels der Einzelmerkmalsanalyse entscheidend verbessert wurde.

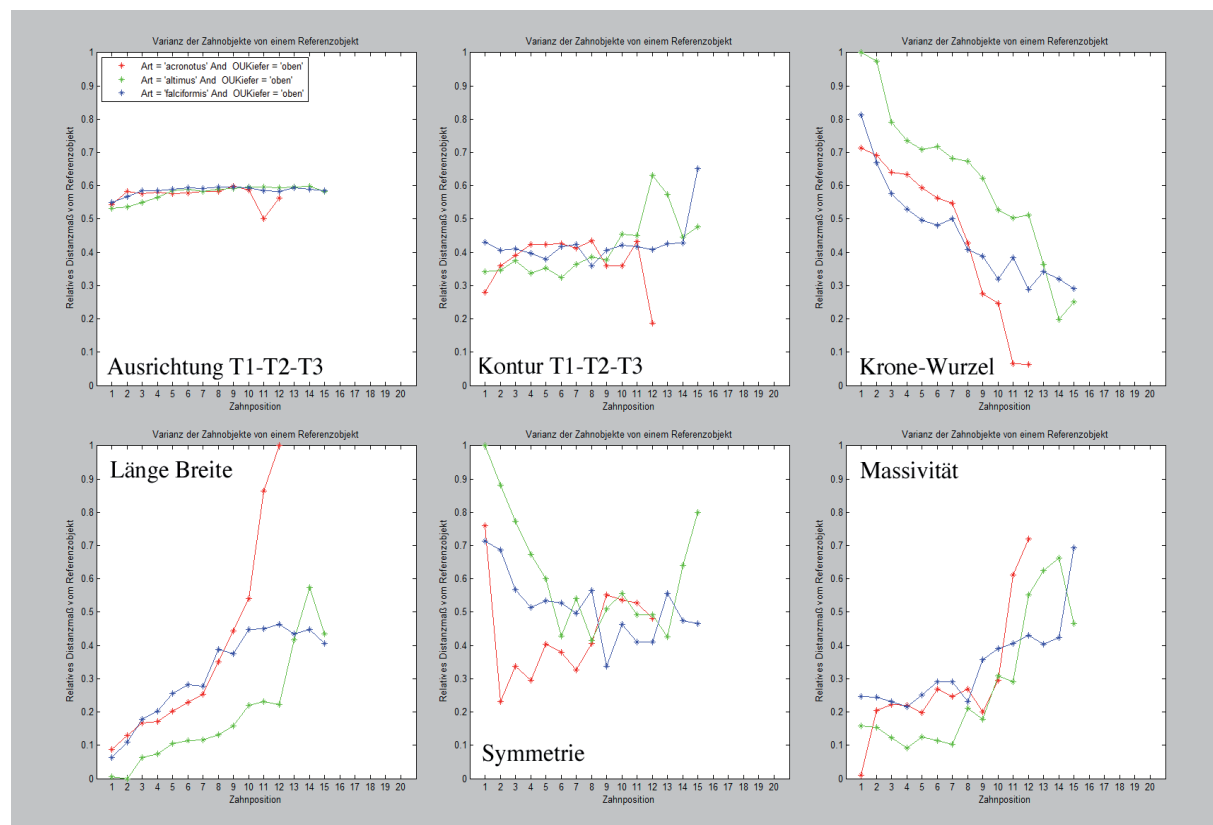


Abb. 75: Detailbewertung der Merkmale der Oberkieferbezahnung der *Acronotus*-Gruppe

Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Unterkieferzähne der *Acronotus*-Gruppe: (Abb. 76, 77)

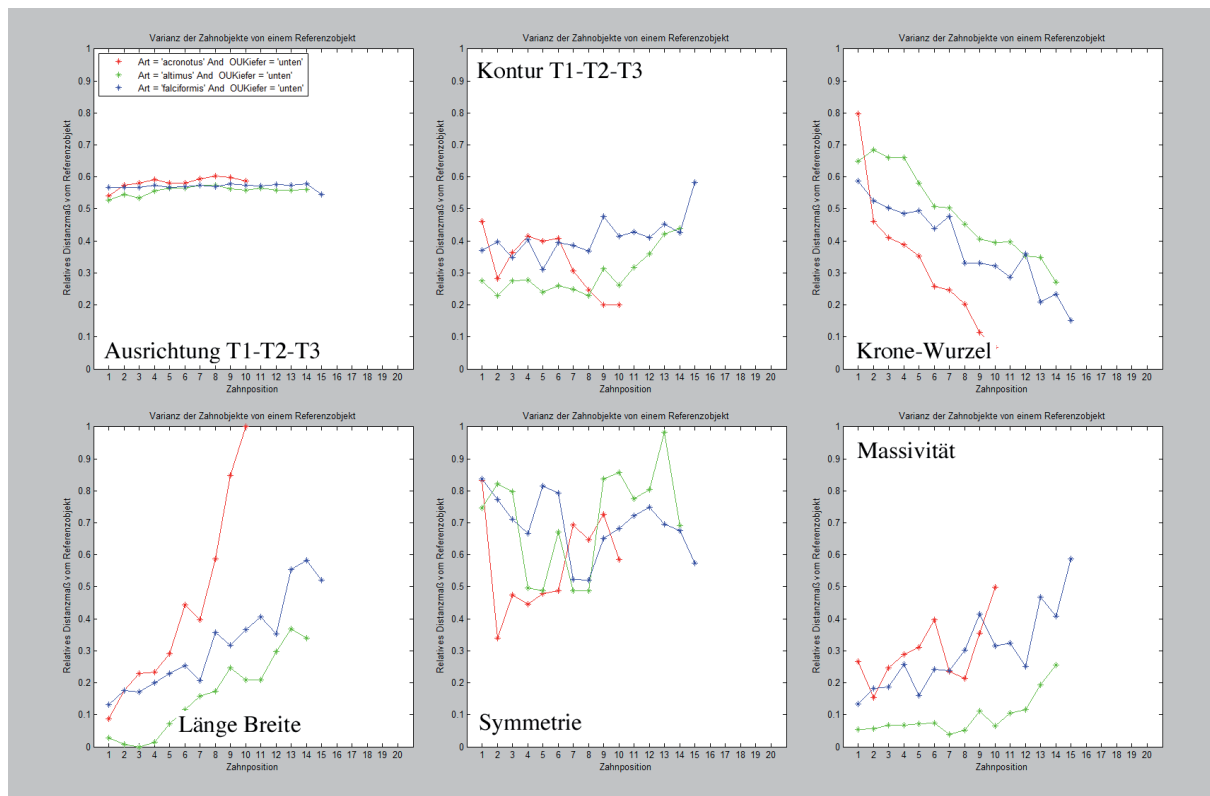
Die selektive Merkmalsauswahl bei den Unterkieferzähnen erzeugt eine harmonischere und geradlinigere Werteverteilung mit halbwegs guter Separierung der Kurvenverläufe. Die klare Trennung von *Carcharhinus acronotus*, *C. altimus* und *C. falciformis* deutet sich beim Merkmalskomplex Skelett bereits an und wird bei zusätzlich in die Berechnung mit einfließendem Konturverlauf vor allem für *C. altimus* verbessert. *Carcharhinus acronotus* und *Carcharhinus falciformis* sind schließlich auch in den weiter zugeschalteten Kombinationen immer eng beieinander gestaffelt. Die beste Trennung dieses Paares gegen den Werteverlauf von *C. altimus*, wird durch die Kombination mit dem Verhältnis Länge-Breite und der Bewertung der Massivität erreicht.

Eine effektive Speziesdifferenzierung wird vor allem durch die separate Betrachtung der Einzelmerkmalskomplexe erzielt. Besonders stark splitten die Graphen bei der Distanzwertberechnung des Konturverlaufes T1-T2 auf. Zwar sind die Graphen wenig parallel ausgerichtet, aber dafür sind deren Distanzen relativ groß. Auch in diesem Fall strebt der Verlaufstrend von *C. altimus* den relativ gut gestaffelten Graphen von *C. acronotus* und *C. falciformis* entgegen

. Der Konturverlauf T2-T3 zeichnet hingegen sehr gut getrennte und relativ parallele Graphen von *C. altimus* gegen die näher beieinander liegenden *Carcharhinus falciformis* und *Carcharhinus acronotus* (Abb. 79). Die Berechnung der Distanzwerte des Konturverlaufes T3-T1 bringt nun die Werte aller drei Spezies näher parallel zueinander und sorgt für ein schwach separierten *C. acronotus*. Das höchste Differenzierungspotential bieten die Distanzwerte für die Berechnung der Ausrichtungen der Skelettarme gegen x-Achse und y-Achse. Beide Szenarien liefern sehr gut von einander separierte Werteverläufe, mit einer kleinen Ausnahme bei Anteriorzähnen von *Carcharhinus falciformis* und *Carcharhinus acronotus* auf den ersten beiden Kieferpositionen. Werden nun die Distanzwerte der Ausrichtung T1-T2-T3 für x-Achse und y-Achse gemeinsam grafisch abgetragen, ergibt sich das typische Bild eng beieinander liegender Graphen. Die Konturverläufe T1-T2-T3 ergeben zumindest eine klare grafische Trennung von *Carcharhinus altimus* und *Carcharhinus falciformis*.

Beste Differenzierungspotentiale haben die Verhältniswerte von Länge-Breite und Krone-Wurzel, wobei die zuletzt genannte Kombination *C. acronotus* am deutlichsten separiert und die beiden anderen Spezies immer noch klar gegeneinander differenzieren. Das Verhältnis Länge-Breite separiert etwas stärker *Carcharhinus altimus*. Die Betrachtung der Merkmale Symmetrie und Massivität eignen sich zusätzlich als wirksame Instrumente zur Speziesdifferenzierung, wobei die Massivität sehr gut als Kriterium zur Abgrenzung von *C. altimus* geeignet ist und die Symmetrie vor allem die zwar kreuzende aber immerhin ausgeprägte Aufsplittung der Kurven hervorruft. Insgesamt bieten sich demnach ausreichend Merkmale, die Spezies deutlich von einander zu unterscheiden.


Abb. 76: Datenplots der selektiven Merkmalsauswahl für die Oberkieferbezahnung der *Acronotus*-Gruppe

Abb. 77: Detailbewertung der Merkmale der Unterkieferbezaehlung der *Acronotus*-GruppeTest einzelner Spezies der *Acronotus*-Gruppe (Abb. 78)

Der Namensgeber dieser Gruppe konnte durch seine höhere Anzahl an Einzelwerten auch auf sexuelle Heterontie getestet werden. Hierbei offenbarten sich relativ geringe morphologische Differenzen zwischen den Geschlechtern, wobei im Unterkiefer die Separation etwas stärker ausfiel als im Oberkiefer. Dignathe Heterodontie konnte hingegen eindeutig belegt werden. Ähnliches gilt für *Carcharhinus altimus*, wo eindeutige Unterschiede zwischen Oberkiefer und Unterkiefer auszumachen sind. Die sexuelle Heterodontie konnte ebenso für *Carcharhinus falciformis* untersucht werden. Es zeigte sich, dass zahnmorphologische Unterschiede zwischen den Geschlechtern existieren und diese im Unterkiefer wesentlich deutlicher ausfallen als im Oberkiefer.

Die gemeinsame Abtragung der juvenilen und adulten Individuen von *Carcharhinus falciformis* in einem Diagramm, gibt eine schwach wahrnehmbare ontogenetisch-morphologische Entwicklungstendenz, vom juvenilen Exemplar Slg.Nr. VW 93,5, über die immaturren Individuen hin zu den adulten Vertretern, wieder. Dabei sind die ontogenetischen Differenzen im Unterkiefer stärker ausgeprägt als im Oberkiefer.

Zusammenfassend muss auch für diese Großgruppe festgestellt werden, dass die Kurvenverläufe spezieintern mitunter relativ waagrecht abgetragen sind und somit das monognathische Differenzierungspotential eingeschränkt bleibt, was sich vorrangig auf die individuelle Zuordnung von Einzelzähnen unbekannter Art und Kieferstellung, wie wir sie im fossilen Rekord vorfinden, auswirken wird.

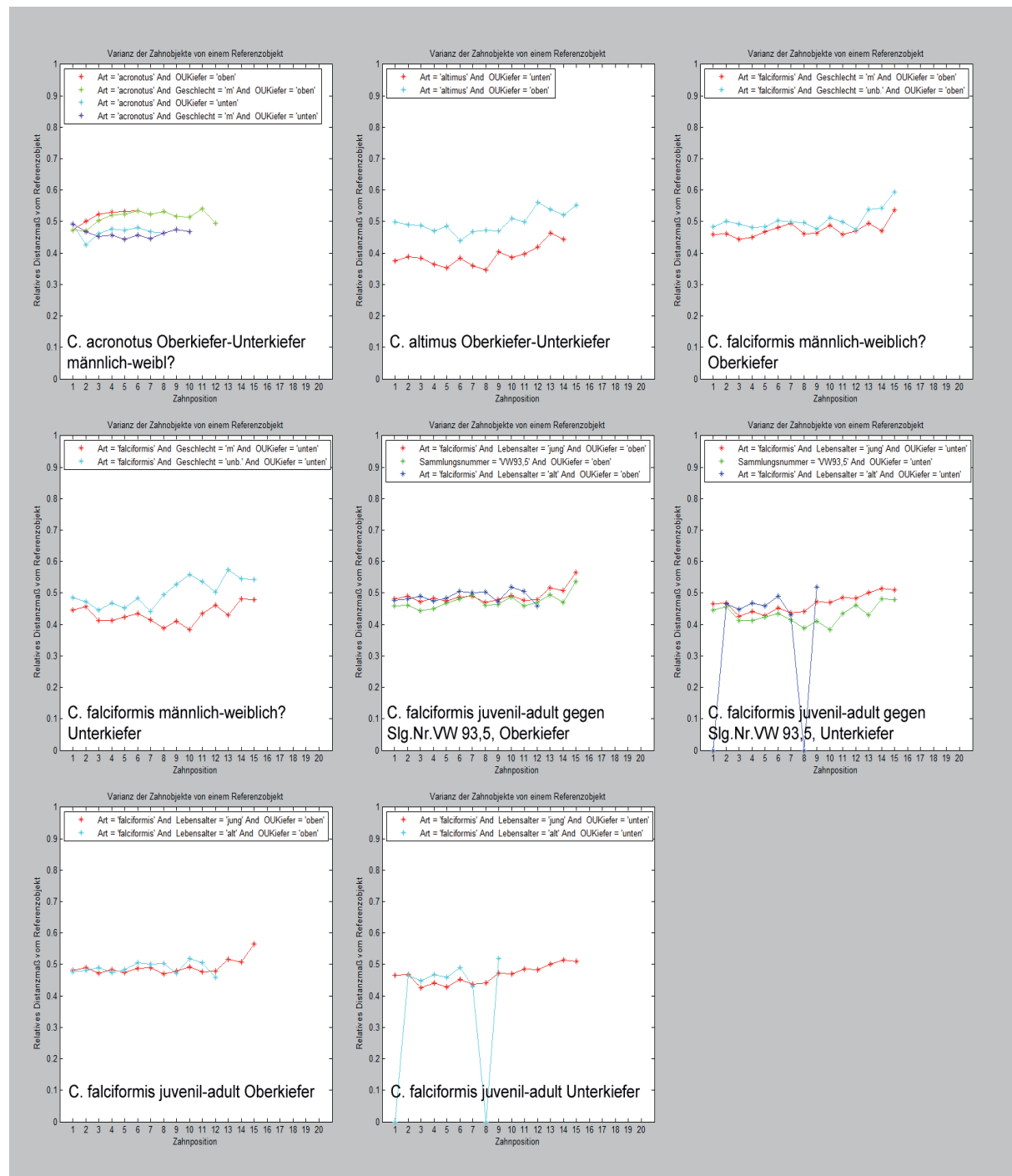


Abb. 78 Einzeltests der Merkmale der *Acronotus*-Gruppe

1.2.5. Die *Melanopterus*-Gruppe

Die Vertreter der *Melanopterus*-Gruppe besitzen Oberkieferzähne mit relativ breiten, gut gegen die Kronenschultern abgesetzten Kronenspitzen und verhältnismäßig aufrechte spießförmige und ebenso klar gegen die Kronenschultern abgesetzte Kronenspitzen bei den Zähnen im Unterkiefer. In der Regel sind die distalen Kronenschultern kräftiger serruliert als die Schneidekanten der Kronenspitze, die mesialen Schneidekanten sind filigran serruliert. Die Schneidekanten der Unterkieferzähne sind meistens glatt oder nur äußerst fein gezähnt. Die Vertreter der *Melanopterus*-Gruppe sind überwiegend mittelgroße Haie. Ihr größter Vertreter, der Bronzehai, *Carcharhinus brachyurus*, erreicht bis zu 2,90 m Körperlänge. Als Kosmopolit reicht sein Verbreitungsgebiet im westlichen Atlantik vom Golf von Mexiko über Brasilien bis Argentinien und im östlichen Atlantik von den Kanarischen Inseln bis Südafrika. Auch im Mittelmeer ist er anzutreffen. Im westlichen Pazifik lebt er von Japan über China bis nach Australien und Neuseeland, im östlichen Pazifik von Südkalifornien bis nach Peru. Sein Jagdterritorium umfasst vor allem die küstennahen Gebiete, in denen er vorwiegend Knochenfische, kleinere Haie, Rochen und Tintenfischartige erbeutet. Der Schwarzspitzen-Riffhai, *Carcharhinus melanopterus*, ist ein mittelgroßer Hai, der ausgewachsen zwischen 160 bis 200 cm Körperlänge erreicht. Sein Verbreitungsgebiet umfasst den Indische Ozean, entlang der südafrikanischen Küste bis zum Roten Meer und entlang der indischen Küste. Des Weiteren kommt er vor Madagaskar, den Seychellen und den Malediven, Thailand, Japan, den Philippinen, Australien (ohne Südastralien) und vielen Inselgruppen des westlichen Zentralpazifiks vor. Ins östliche Mittelmeer ist er wahrscheinlich durch den Suezkanal eingewandert. Er bevorzugt flaches Wasser der Gezeitenzone nahe der Wasseroberfläche, ist aber auch in Wassertiefen von bis zu 75 m anzutreffen. Die Art toleriert Brackwasser (Madagaskar) und ist in der Lage sich temporär im Süßwasser (Malaysia) aufzuhalten. Sein Beutespektrum umfasst Knochenfische, Wirbellose und kleinere Hai- und Rochenarten. Der Atlantische Zwerg-hai, *Carcharhinus porosus*, ist der kleinste Vertreter der Gruppe, mit einer durchschnittlichen Größe von weniger als 150 cm. Als küstennaher Bodenbewohner lebt er im Bereich des Kontinentalschelfs sowie an Inselsockeln in Tiefen von bis zu 40 m. Er bevorzugt schlammigen Untergrund und toleriert auch Brackwasserzonen der Flussmündungen. Sein Lebensraum erstreckt sich entlang der atlantischen und pazifischen Küstengebiete Mittel- und Südamerikas, wo er kleinere Knochenfische und Haie erbeutet. Der Australische Schwarzspitzenhai, *Carcharhinus tilstoni*, ist ein ebenfalls mittelgroßer Hai mit 120 bis maximal 160 cm Länge. Er lebt in Küstennähe des nördlichen und tropischen Australiens, im Bereich des Kontinentalschelfs sowie an Inselsockeln von der Uferzone bis in Tiefen von etwa 150 m. Er hält sich meist unmittelbar unter der Wasseroberfläche auf, wo er auf die Jagd nach Knochenfischen und Wirbellosen geht.



Der Schwarzschnauzriffhai, *Carcharhinus wheeleri*, wird 120 bis maximal 170 cm lang. Sein Lebensraum umfasst küstennahe aber auch -ferne Regionen des westlichen Indischen Ozeans, von Südafrika bis ans Rote Meer. Sein Jagdrevier reicht von der unmittelbaren Uferregion bis in eine Tiefe von mindestens 140 m, wo er kleine Fische, Weich- und Krustentiere erbeutet.

Analyse der Datenplots der Relativen Distanzmaße der *Melanopterus*-Gruppe (Abb. 79)

Die Vertreter der *Melanopterus*-Gruppe sind leider nur jeweils mit einem Individuum in der Datenbank vertreten. Die grafische Darstellung der relativen Distanzmaße ergibt trotzdem eine recht gute Trennung der einzelnen Spezies, vor allem bei der Betrachtung der Oberkieferbezahnung.

Hierbei ist besonders auffällig, dass die Abtragung der relativen Distanzmaße gegen den Gesamtmittelwert der Distanzwerte aller in der Datenbank enthaltenen Individuen, wesentlich bessere Möglichkeiten der artspezifischen Differenzierung bietet als jene gegen den Nullvektor. *Carcharhinus wheeleri* separiert in diesem Fall deutlich isoliert und am weitesten von den anderen Vertretern entfernt. Als nächstes folgt, gleichfalls gut separiert, *Carcharhinus melanopterus*. *Carcharhinus brachyurus* und *Carcharhinus tilstoni* bilden ein Paar mit beinahe identischen Distanzwerten über alle Kieferpositionen. Die beste Aufspaltung der Distanzwerte ist ab den vorderen lateralen Kieferbereichen der Positionen 5, bis zur Kommisur zu verfolgen. Im anterioren Abschnitt liegen die Werte der Spezies noch dichter beieinander. Bezogen auf die Positionsmittelwerte bleibt *Carcharhinus wheeleri* weiterhin stark isoliert und die anderen Spezies rücken wesentlich schlechter differenzierbar zusammen. Die Situation bei den Unterkieferzähnen zeigt ein ähnliches Bild, auch wenn die Trennung der Graphen beim Abtrag der Distanzwerte gegen den Nullvektor nicht so gut ist wie bei der Oberkieferbezahnung. Bezogen auf den Gesamtmittelwert aller Distanzen liegen die Graphen von *Carcharhinus wheeleri*, *tilstoni* und *melanopterus* im anterioren Kieferabschnitt relativ dicht bei einander und gut separiert von *Carcharhinus brachyurus*. Ab Kieferposition 3 trennt sich zuerst *C. melanopterus*, ab Position 4 zusätzlich *C. tilstoni* und beide nähern sich damit stärker dem Werteverlauf von *C. brachyurus*. *Carcharhinus tilstoni* ist generell stärker gegen die drei anderen Arten isoliert.

Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Oberkieferzähne der *Melanopterus*-Gruppe (Abb. 80, 81)

Die alleinige Betrachtung des Merkmalskomplexes Skelett stellt die Graphen eng beieinander gestaffelt dar, wobei *C. tilstoni* und *C. brachyurus* noch am besten von einander separiert sind.



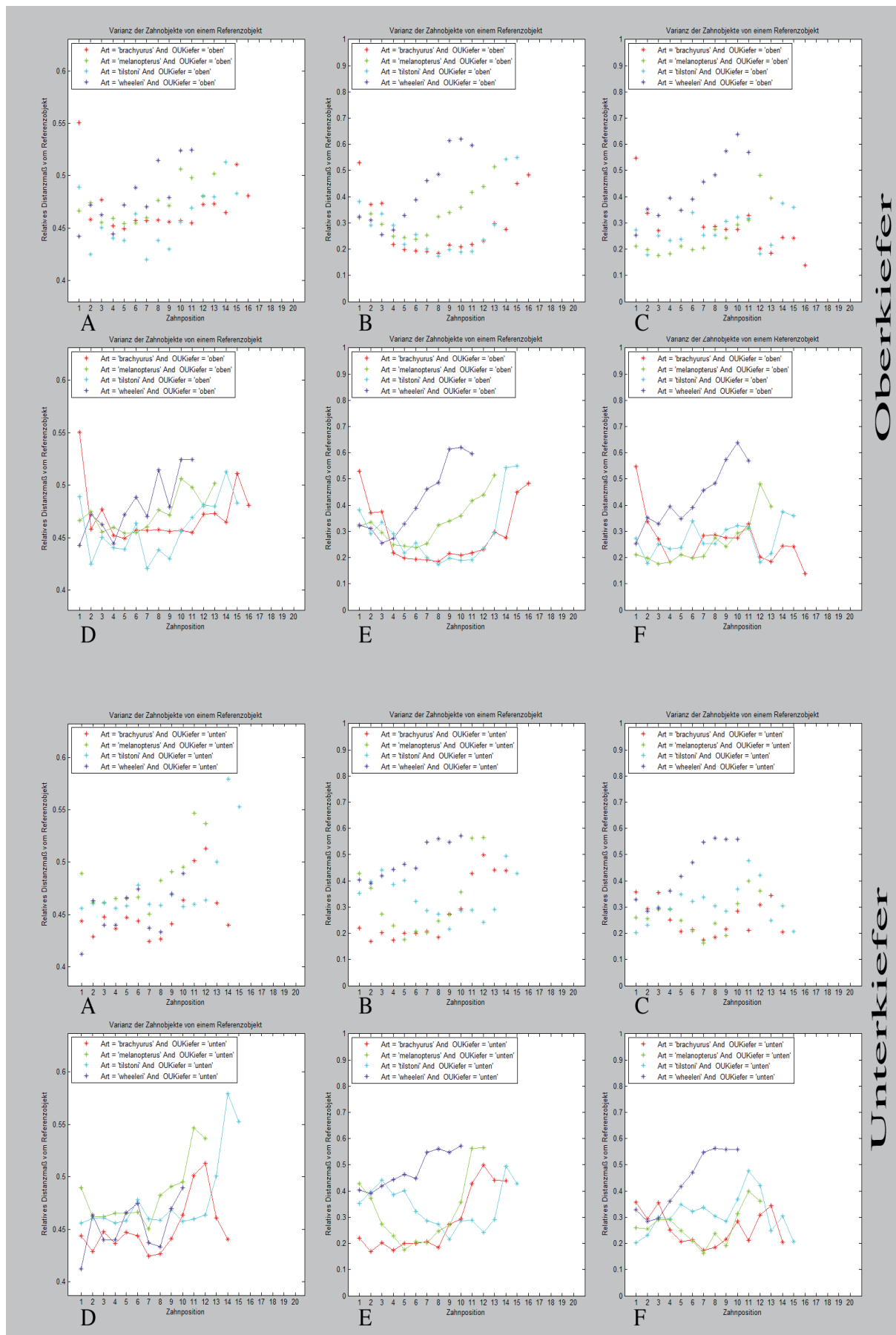


Abb. 79: Merkmale der *Melanopterus*-Gruppe


Abb. 80: Datenplots der selektiven Merkmalsauswahl für die Oberkieferbezahnung der *Melanopterus*-Gruppe

Die eindeutige Differenzierung der Spezies mittels des Merkmalskomplexes Skelett ist allerdings sehr unsicher. Die zusätzliche Betrachtung der Konturverläufe der Skelettäste separiert hauptsächlich im lateralen Bereich *C. wheeleri*, von den nun nah beieinander liegenden *C. tilstoni* und *C. brachyurus*, am stärksten. Werden sukzessive die weiteren Merkmale zugeschaltet, so nähern sich die Graphen der Spezies wieder stärker einander an. Die beste Differenzierung ist dabei noch bei zusätzlicher Betrachtung des Länge-Breite Verhältnisses und der Massivität zu verzeichnen. Die Einzelanalyse der Konturverläufe und der Ausrichtung der Skelettäste, zeigt am ehesten den Konturverlauf von T3-T1 als einigermaßen sicheres Unterscheidungskriterium, zumindest von *C. wheeleri* und *C. tilstoni*. Darüber hinaus bietet die Ausrichtung von T1-T2-T3 gegen die y-Achse eine gruppenweise Separation von *C. wheeleri*, *C. melanopterus* und *C. porosus* auf der einen Seite und *C. tilstoni* und *C. brachyurus* auf der anderen Seite.

Zeigt die gemeinsame Darstellung der Ausrichtung T1-T2-T3 noch keine verwertbare Trennung der Speziesgraphen, so erfolgt bei der Analyse der Konturverläufe T1-T2-T3 eine markante Aufspaltung der Werteverläufe vor allem in lateralen und posterolateralen Abschnitt von Position 5 bis zu den Kommissurzähnen (Abb. 83). Dabei stehen die nah beieinander gestaffelten Graphen von *C. brachyurus* und *C. tilstoni* wieder dem am weitesten separierten Graphen von *C. wheeleri* gegenüber.

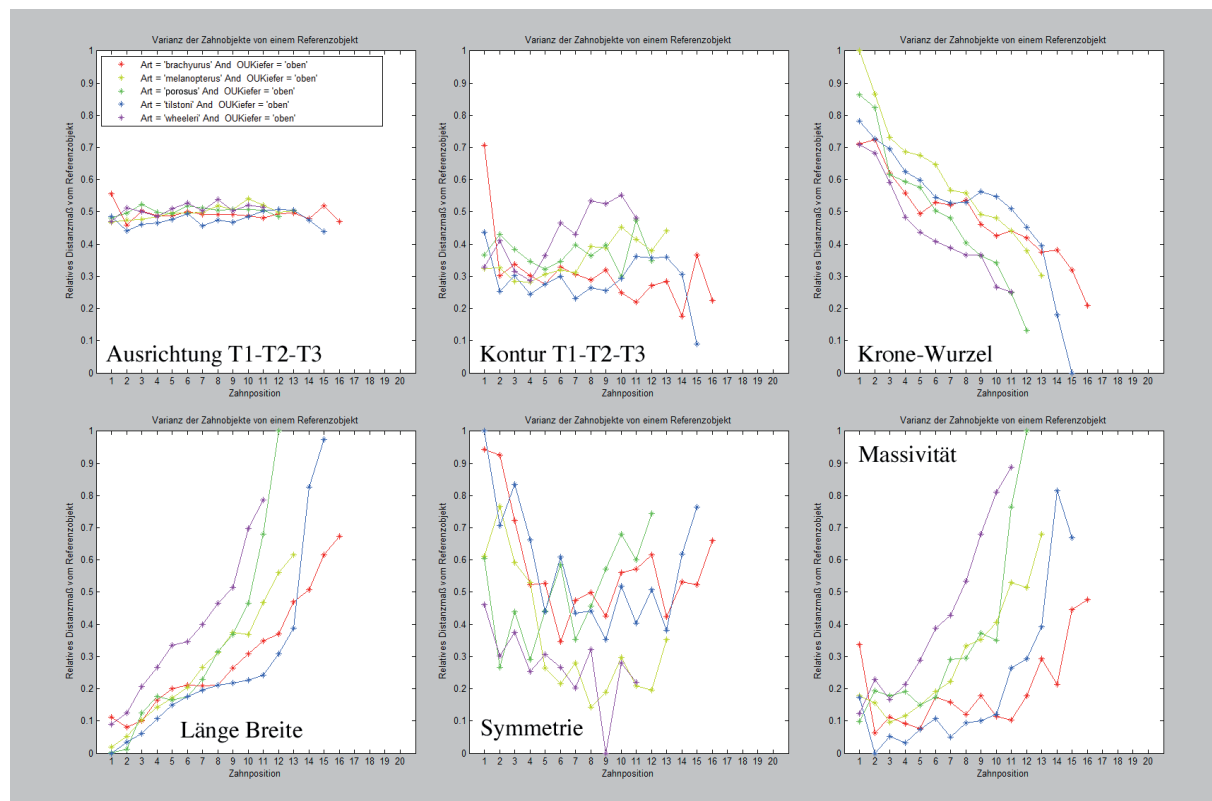


Abb. 81: Detailbewertung der Merkmale der Oberkieferbezahnung der *Melanopterus*-Gruppe



Dazwischen kommen die Graphen von *C. melanopterus* und *C. porosus* zu liegen. Die mit Abstand besten Differenzierungsergebnisse liefern die einzelnen Merkmalskomplexe. Liegen beim Verhältnis von Länge-Breite und der Massivität die gleichen Ergebnisse wie beim Konturverlauf T1-T2-T3 vor, mit dem Unterschied, dass die Graphen wesentlich geradliniger und besser differenzierbar sind, so zeigt sich beim Verhältnis von Krone-Wurzel und der Symmetrie erstmals auch eine klare Trennung der Graphen von *Carcharhinus melanopterus* und *Carcharhinus porosus*. Diese hatten bisher eng beieinander gelegen. Zusammenfassend zeigt sich, dass die Oberkieferzähne der einzelnen Mitglieder der *Melanopterus*-Gruppe gut artspezifisch differenzierbar und grafisch separiert sind, wenn die einzelnen Merkmalskomplexe schrittweise auf deren Distanzmaße getestet werden.

Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Unterkieferzähne der *Melanopterus*-Gruppe (Abb. 82, 83)

Wird der Merkmalskomplexes Skelett gesondert für die Unterkieferbezahnung getestet, so sind, ähnlich wie bei den Zähnen des Oberkiefers, die Graphen nah beieinander gestaffelt und zusätzlich mehrere Kreuzungspunkte vorhanden. Auch hier ist die eindeutige Differenzierung der Spezies sehr unsicher. Werden die Werte der Konturverläufe der Skelettäste in die Berechnung der Distanzmaße mit einbezogen, so wirkt sich dies am ehesten auf den Verlauf von *C. porosus* aus. Dessen Graph liegt anterior unterhalb der anderen Spezies, kreuzt im lateralen Abschnitt und läuft schließlich im posterioren Bereich oberhalb aller anderen Graphen aus. Die schrittweise Zuschaltung der weiteren Merkmale nähert die Graphen der Spezies wieder stärker einander an. Eine verwertbare Differenzierung ist dabei nicht zu verzeichnen, lediglich im posterioren Kieferabschnitt sind die Graphen etwas stärker aufgesplittet. Werden die einzelnen Abschnitte der Konturverläufe und die Ausrichtung der Skelettäste analysiert, wandelt sich das Bild grundsätzlich. Alle Graphen sind gut gegeneinander separiert und die Spezies gut differenzierbar. Die Konturverläufe T1-T2 stellen *Carcharhinus tilstoni* und *Carcharhinus porosus*, als Querläufer gegen alle anderen mehr oder minder parallel ausgerichteten Arten dar. *Carcharhinus brachyurus* und *Carcharhinus wheeleri* sind besonders eindeutig von einander unterscheidbar. Die Konturverläufe T2-T3 scharen *Carcharhinus brachyurus* und *Carcharhinus tilstoni* wiederum stärker parallel miteinander korreliert. Beide Arten sind gut von einander und noch besser von allen anderen Arten isoliert. Das gleiche gilt für *Carcharhinus melanopterus* und *Carcharhinus porosus*, die ebenfalls relativ parallel zueinander stehen. Etwas abseits steht *Carcharhinus wheeleri*. Bei der Betrachtung von T3-T1 sind alle Graphen sehr gut isoliert und gut differenzierbar, auch wenn einige Überschneidungspunkte existieren.



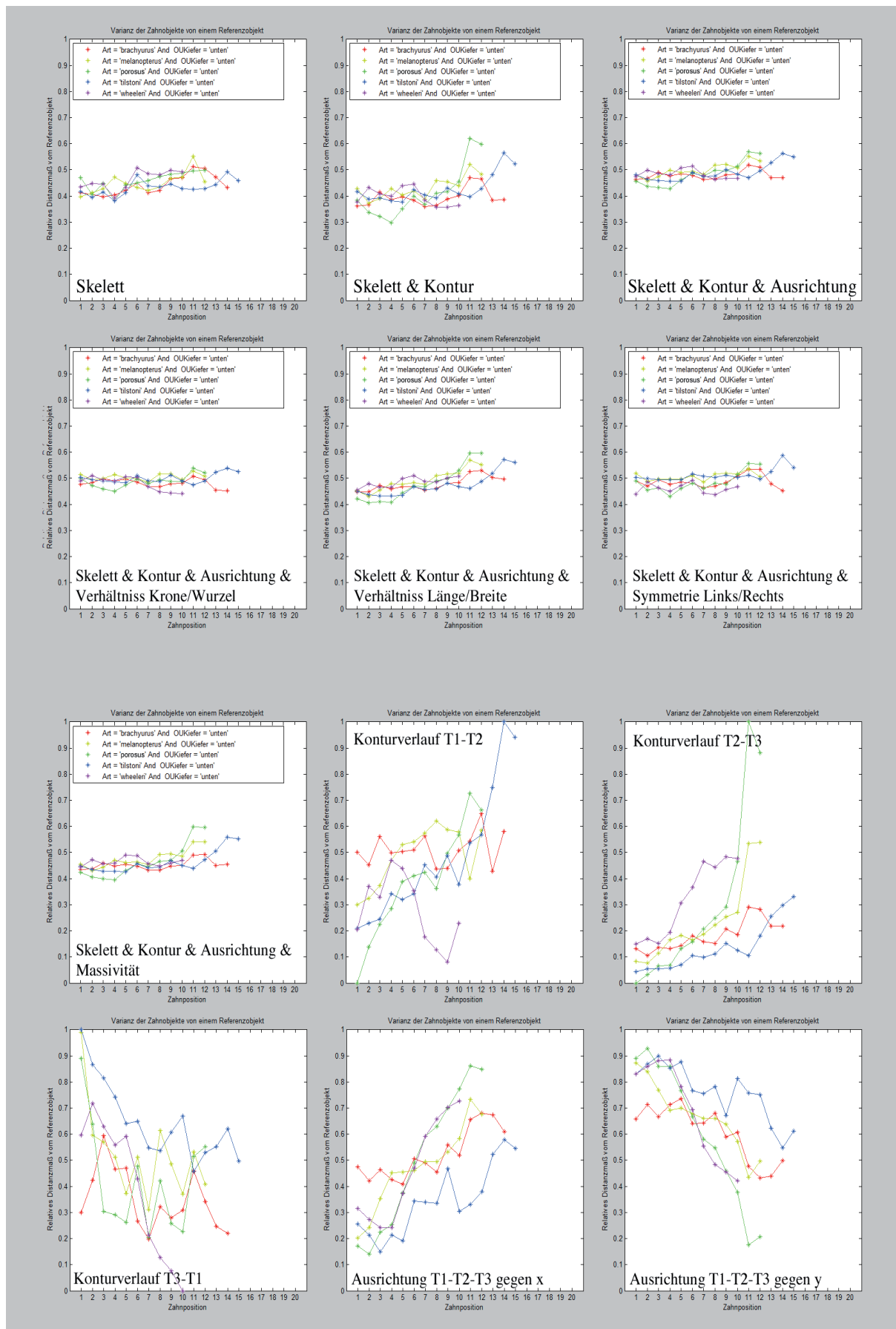


Abb. 82: Datenplots der selektiven Merkmalsauswahl für die Unterkieferbezeichnung der *Melanopterus*-Gruppe

Die Ausrichtungen der Skelettäste gegen die x-Achse scharen *C. melanopterus*, *C. porosus* und *C. wheeleri* mit parallelen Verläufen zusammen und setzen dem, das bekannte Paar *C. tilstoni* und *C. brachyurus*, entgegen. Die gemeinsame Ausrichtung gegen x-Achse und y-Achse nähert die Graphen wieder deutlich an. Die gleichzeitige Berechnung aller Konturabschnitte liefert eher konfuse Verläufe mit mehreren Überschneidungspunkten.

Ganz besonders gute Differenzierungsergebnisse liefert die separate Analyse der Merkmalskomplexe Krone-Wurzel und Symmetrie. Im Fall des Verhältnisses von Krone-Wurzel werden alle Graphen relativ parallel ausgerichtet und gut isoliert. Am deutlichsten differenzieren *C. wheeleri* und *C. tilstoni* gegeneinander. Dazwischen quert, der im anterioren Bereich noch an *C. wheeleri* angelehnte Graph von *C. brachyurus* das mittig zwischen *C. wheeleri* und *C. tilstoni* gelegene Paar von *C. melanopterus* und *C. porosus*, um im posterioren Abschnitt den Graphen von *C. tilstoni* zu berühren. Das gleiche Bild, nur wesentlich stärker aufgeweitet ergibt sich für die Betrachtung der Distanzwerte der Symmetrie. Das Verhältnis von Länge-Breite und die Massivität stellen die Graphen zwar ebenfalls relativ parallel aber gleichzeitig wesentlich dichter beieinander dar.

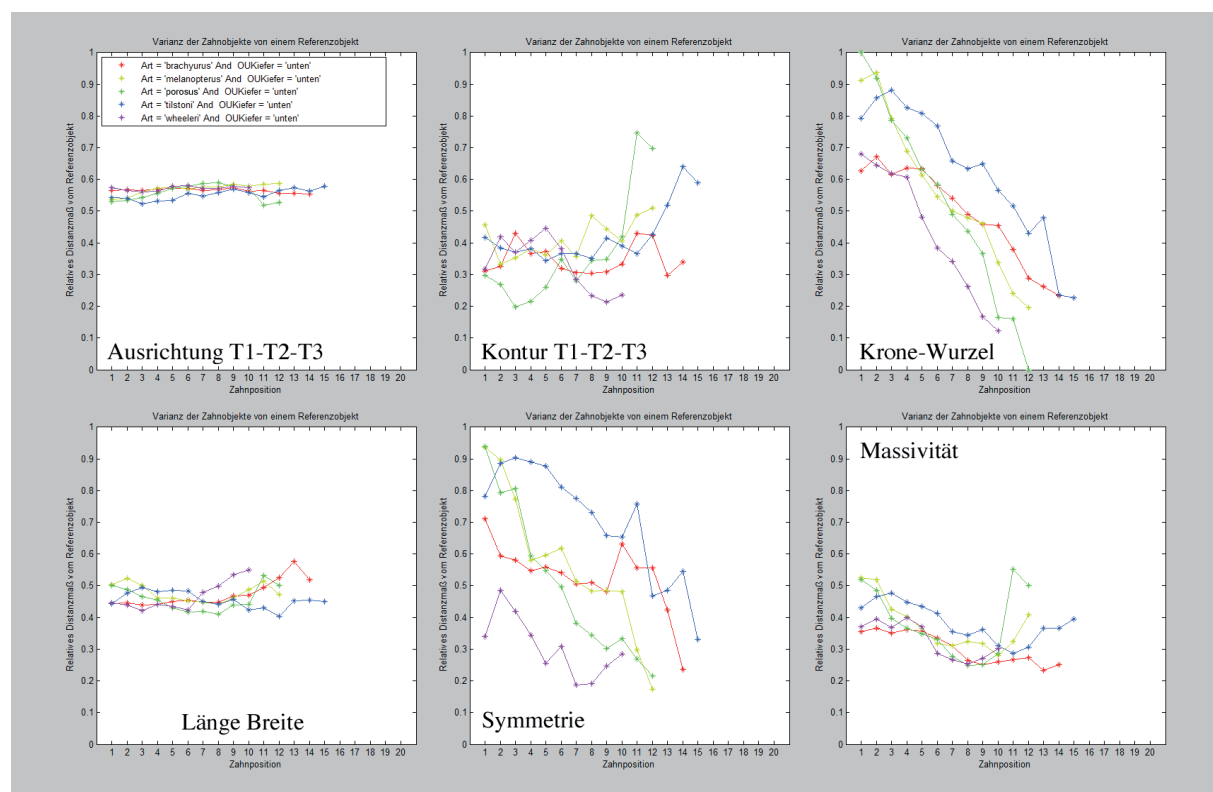


Abb. 83: Detailbewertung der Merkmale der Unterkieferbezahnung der *Melanopterus*-Gruppe

Insgesamt kann festgestellt werden, dass auch die Unterkieferbezeichnung bei Betrachtung der individuellen Merkmalskomplexe Krone-Wurzel und Symmetrie, sowie über die Analyse der einzelnen Konturverläufe und Ausrichtungen sehr aussagekräftige und gut artspezifisch differenzierbare Attribute liefert.

Test einzelner Spezies der *Melanopterus*-Gruppe (Abb. 84)

Da für die Mitglieder der *Melanopterus*-Gruppe jeweils nur ein Exemplar pro Spezies vorlag, konnten anhand der morphometrischen Analyse lediglich die Auswirkungen dignather Heterodontie beurteilt werden. Morphologische Unterschiede zwischen Ober- und Unterkieferbezeichnung wurde mit Ausnahme von *Carcharhinus tilstoni*, wo die entsprechende Differenzierung etwas geringer ausfällt, für alle anderen Vertreter der Großgruppe festgestellt.

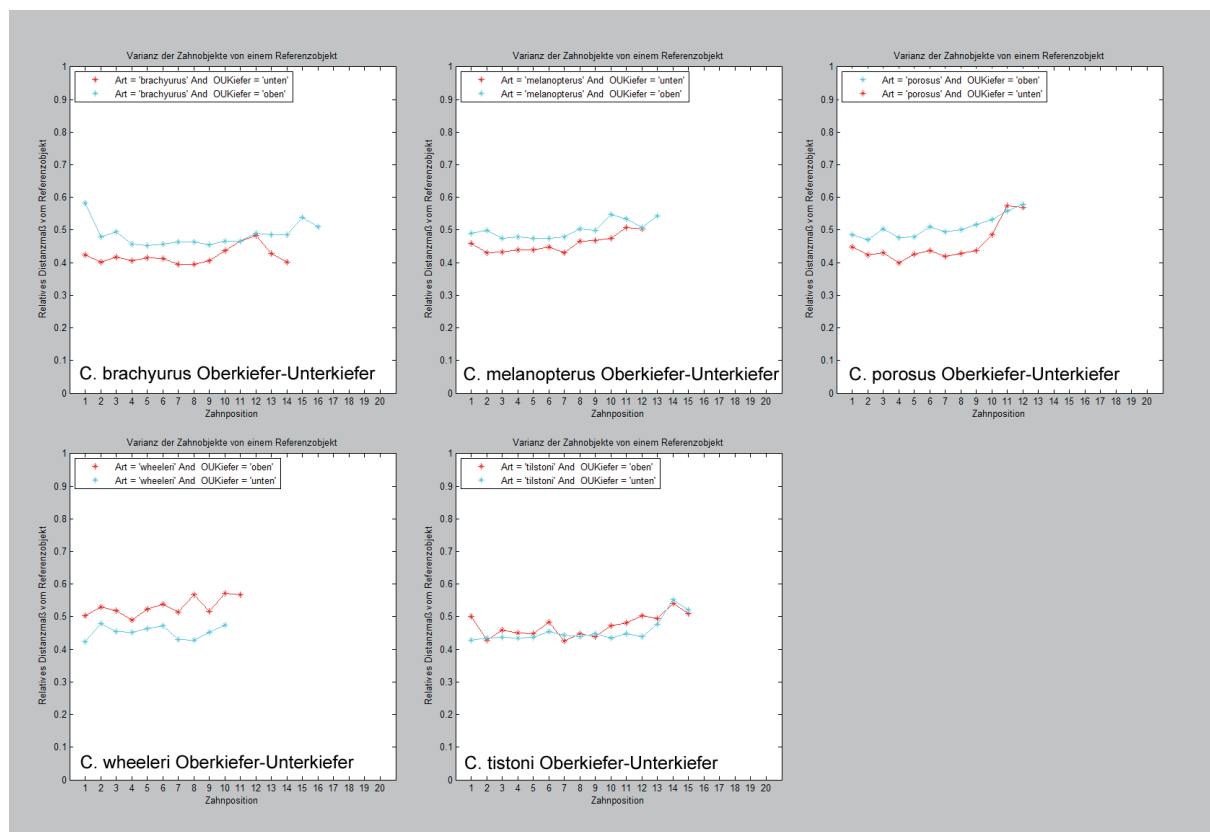


Abb. 84: Einzeltests der Merkmale der *Melanopterus*-Gruppe



1.2.6. Die *Isodon*-Gruppe

In der *Isodon*-Gruppe werden alle jenen Arten versammelt, deren mono- und dignathe Heterodontie besonders gering ausgeprägt ist. Die Oberkieferzähne haben schmal spießförmige, aufrechte bis leicht geneigte Hauptspitzen mit schwach serrulierten oder glatten Schneiderändern. Die Hauptspitzen setzen sich sowohl mesial als auch distal in einem deutlichen Knick von den wenig intensiver serrulierten Kronenschultern ab. Nebenspitzen werden nicht gebildet. Die Zähne sind stets relativ aufrecht, die Neigungswinkel der Kronenspitzen im Oberkiefer sind vergleichsweise gering. Die Unterkieferzähne haben, bezogen auf die ansonsten ähnlich gestalteten Oberkieferzähne, etwas filigranere, an der Basis weniger breite Hauptspitzen. Die Schneideränder der Hauptspitzen sind meist glatt. Die Gruppe umfasst meist mittelgroße, zum Teil auch große Spezies. Der Graze Hai (*Carcharhinus amblyrhynchoides*) ist ein mittelgroßer Hai, mit 120 bis maximal 170 cm Körperlänge. Sein Verbreitungsgebiet ist auf den Indischen Ozean und den Indopazifik bis Nordaustralien beschränkt. Er geht, meist in Küstennähe über dem Kontinentalsockel, aber auch in küstenfernen Gebieten bis in 50 m Tiefe, auf die Jagd nach kleinen Knochenfischen, mitunter auch Tintenfischen. Der Große Schwarzspitzenhai, *Carcharhinus brevipinna*, wird etwa 1,9 bis 2,7 m groß und ist weltweit auf den Kontinentalsockeln verbreitet, fehlt aber in den Inselregionen des Pazifik. Sein Beutespektrum reicht von Schwarmfischen wie Sardinen, Heringen und Thunfischen bis zu Weichtieren, kleineren Haien und Rochen. Der Feinzahnhai, *Carcharhinus isodon*, ist ein mittelgroßer Hai mit einer Maximallänge von etwa 190 cm, und einer Durchschnittslänge bei etwa 150 cm. Er lebt in Küstennähe über dem Kontinentalsockel, wo er sich von kleinen Knochenfischen und verschiedenen Tintenfischen ernährt. Sein Verbreitungsgebiet ist auf den westlichen Atlantik, von der Küste von New York's bis nach Brasilien, beschränkt. Der Kleine Schwarzspitzenhai, *Carcharhinus limbatus*, wird 1,5 bis 2,5 m groß. Als Kosmopolit ist er weltweit in tropischen und subtropischen Meeren beheimatet, wo er an der Oberfläche bis in etwa 30 m Tiefe, teilweise auch in Flußmündungen nach Fischen, teilweise auch Schalentiere und Weichtieren jagt. Auch bei dieser Art kommt es vor, dass er, wie der Großer Schwarzspitzenhai, bei der Jagd nach Schwarmfischen von unten aus dem Wasser springt. Der Zitronenhai (*Negaprion brevirostris*) ist ein großer, bis zu 340 cm langer Vertreter der Carcharhinidae. Er lebt an den Küsten Nord-, Süd-, und Mittelamerikas sowie an der Küste Westafrikas. Als nachtaktiver Räuber der auch temporär Süßwasser toleriert, bevorzugt er flache und mitteltiefe Gewässer von Buchten, Riffen, Hafenbecken und Flußmündungen, wo er auf der Jagd nach Fischen, Tintenfischen und Krustentieren geeigneter Größe ist. Mitunter werden auch andere Haie und Rochen sowie Seevögel erbeutet. Der Zitronenhai lebt in den Küstengewässern im westlichen und östlichen Atlantik und im östlichen Pazifik vom südlichen Baja California bis Ecuador.



Analyse der Datenplots der Relativen Distanzmaße der *Isodon*-Gruppe (Abb. 85)

Betrachtet man die Datenplots der relativen Distanzmaße für die Oberkieferbezahnung der *Isodon*-Gruppe, so zeigt sich, dass alle Werte in einem bogenförmigem relativ engem Bereich liegen. Im basalen Teil, in x-Achsenähe, sind vor allem die Werte von *Carcharhinus brevipinna* und *Carcharhinus isodon* vertreten, darauf folgen direkt die Werte für *Carcharhinus limbatus*, gefolgt von jenen die zu *Carcharhinus amblyrhynchoides* und *Negaprion brevirostris* gehören. Abgetragen gegen den Distanzmittelwert verstärkt sich der selektive Charakter und die bei der Abtragung gegen den Nullvektor angedeutete Reihung tritt nun deutlicher hervor. Ein Effekt der auch in der Abtragung gegen den Positionsmittelwert festgestellt werden kann.

Die gemittelten Distanzwertverläufe pro Spezies zeigen relativ gut separierte Graphen mit ausgeprägten Richtungssprüngen. Am besten differenziert *Negaprion brevirostris*, die Graphen der anderen vier Spezies sind im anterolateralen Kieferbereich ziemlich dicht beieinander und splitten erst im posterolateralen Abschnitt stärker auf. Besonders gut korreliert erscheinen die Verläufe von *Carcharhinus amblyrhynchoides* und *Carcharhinus limbatus*. *Carcharhinus brevipinna* entfernt sich erst im letzten Drittel des Kiefers von den anderen Spezies. Eine klarere Differenzierung ergibt sich bei den Unterkieferzähnen. Hier wird die Tendenz aus den Oberkieferzähnen fortgeführt und deutlicher herausgestellt. Dabei stehen sich *Negaprion brevirostris* und *Carcharhinus amblyrhynchoides* als die am stärksten voneinander separierten Arten gegenüber. Dazwischen liegen die in weiten Teil gut differenzierbaren restlichen Vertreter der *Isodon*-Gruppe. Die grafische Darstellung des relativen Distanzmaßes gegen den Distanzmittelwert aller Datenbankeinträge, zeigt vor allem eine Verschiebung des Graphen von *Carcharhinus limbatus* näher zur x-Achse, und damit eine gute Abgrenzung gegen *Negaprion brevirostris*. Der Gesamtmerkmalsvektor liefert also bereits verwertbare artspezifische Unterscheidungsmöglichkeiten.

Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Oberkieferzähne der *Isodon*-Gruppe (Abb. 86, 87)

Die selektive Merkmalsauswahl für die Oberkieferzähne der *Isodon*-Gruppe, liefert bezogen auf den Merkmalskomplex Skelett parallel ausgerichtete Graphen, die zwar eng beieinander stehen aber wenig Kreuzungsbereiche aufweisen. Lediglich *Carcharhinus amblyrhynchos* besitzt im anterolateralen Bereich zwei auffälligere Richtungsänderungen. Alle anderen Spezies weisen gut differenzierbare Werte auf. Fließt zusätzlich der Merkmalskomplex Kontur mit in die Berechnung der Distanzwerte ein, glättet sich der Verlauf von *C. amblyrhynchos* ein wenig. Der Verlauf von *Negaprion brevirostris* verliert hingegen seine Geradlinigkeit. Alle Graphen bleiben eng beieinander geschart.

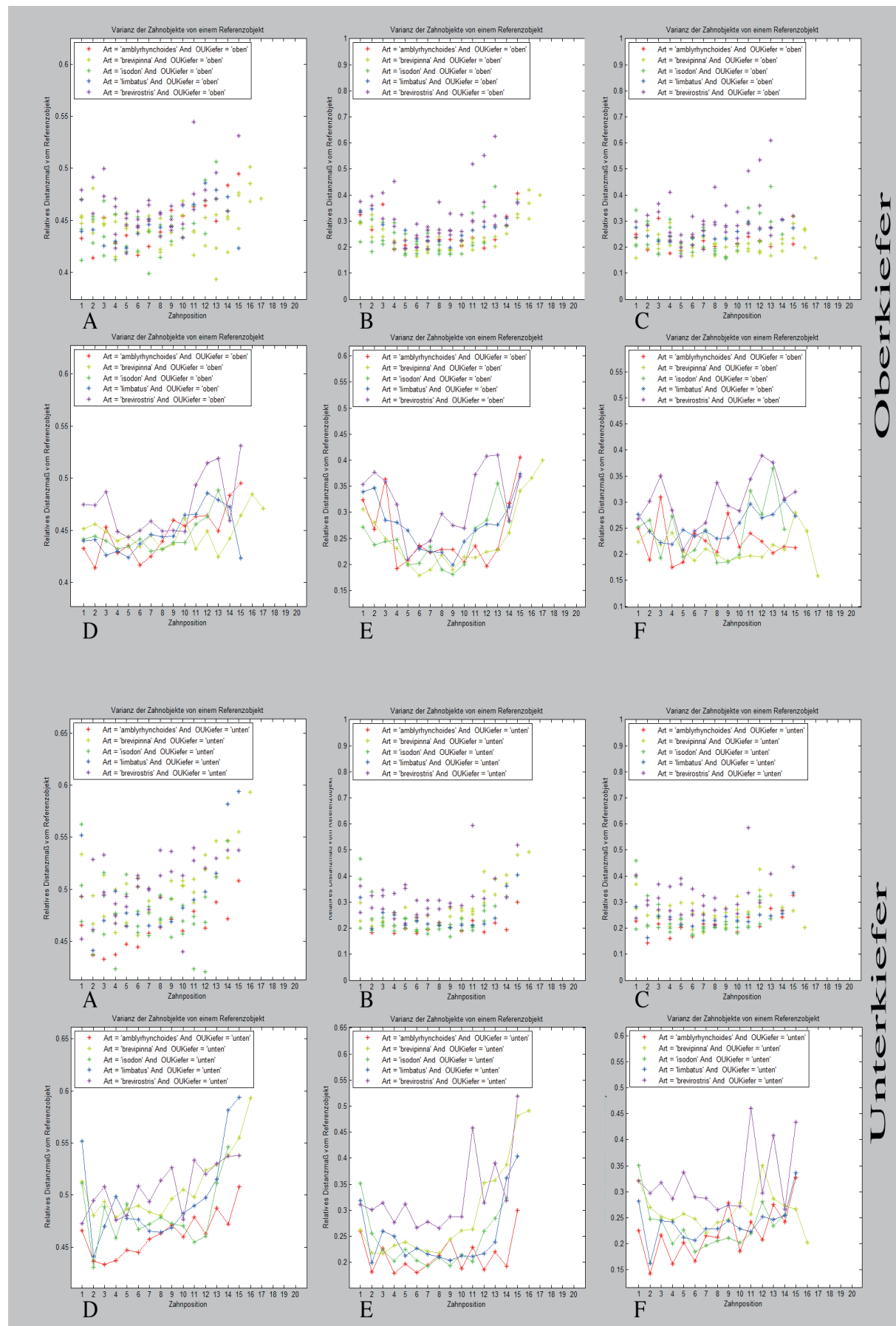
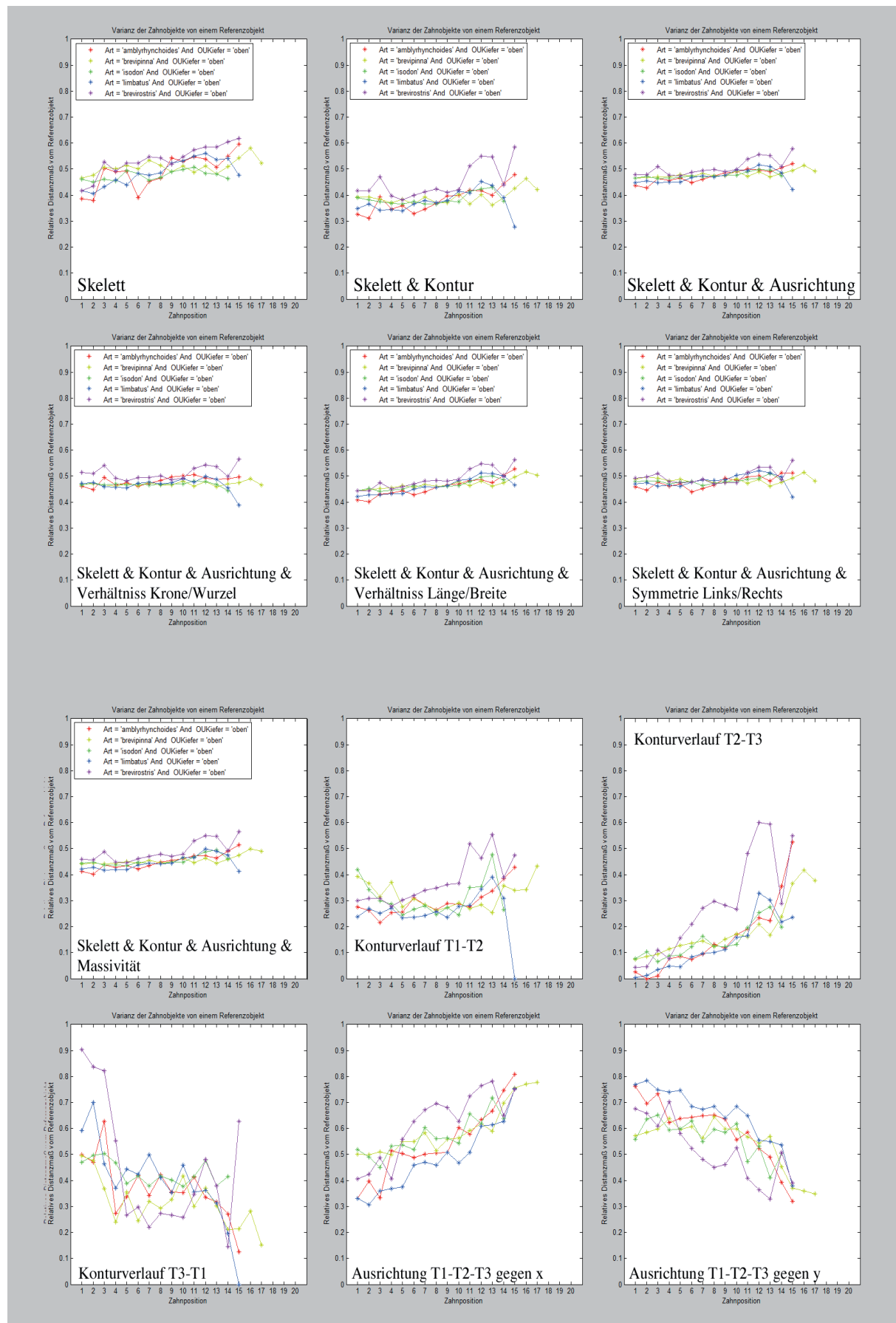


Abb. 85 Datenplots der Relativen Distanzmaße der *Isodon*-Gruppe



Dieses Bild ändert sich auch bei Zuschaltung der weiteren Merkmalskomplexe kaum. Erst die Einzelanalyse der Konturverläufe und Ausrichtungen der Skelettäste weitert die Graphen gegeneinander auf. Besonders *Negaprion brevirostris* separiert auffällig stark gegen alle anderen Spezies, die ihrerseits weiterhin nah beieinander stehen und nur wenig Differenzierungspotential bieten. Erst die Ausrichtungen gegen die x-Achse ergeben Werteverläufe, welche die Spezies gut von einander separieren, wobei *Carcharhinus limbatus* das am weitest außen gegen *Negaprion brevirostris* separierende Taxon darstellt. Zwischen diesen beiden Spezies stehen die Graphen der anderen Arten stets eng zusammen und kreuzen sich mehrfach, so dass eine artspezifische Zuordnung kaum möglich ist.

Die Analyse aller Werte der Ausrichtung von T1-T2-T3 ergibt die am dichtesten beieinander gestaffelten Graphen aller Großgruppen. Hierbei zeigt sich wie geringwertig die artspezifischen Attribute der einzelnen Spezies der *Isodon*-Gruppe bezogen auf deren Skelettausrichtung im zweidimensionalen Raum ausfallen. Ein wenig anders sieht das Bild für die Analyse der Gesamtkontur aller Skelettäste aus. In diesem Falle zeigt sich im Grunde die gleiche Werteverteilung wie für die Betrachtung der Merkmalskomplexe Skelett und Kontur, mit im anterioren und posterioren Bereich deutlich von den Kurvenverläufen der dicht gestaffelten restlichen Spezies sprunghaft abgekoppeltem Graphen von *Negaprion brevirostris*. Die grafische Abtragung der Einzelmerkmale Krone-Wurzel und Länge-Breite zeigt jeweils ein ähnliches, gegenseitig etwa um 90° gedrehtes Bild. *Carcharhinus amblyrhynchoides* stellt

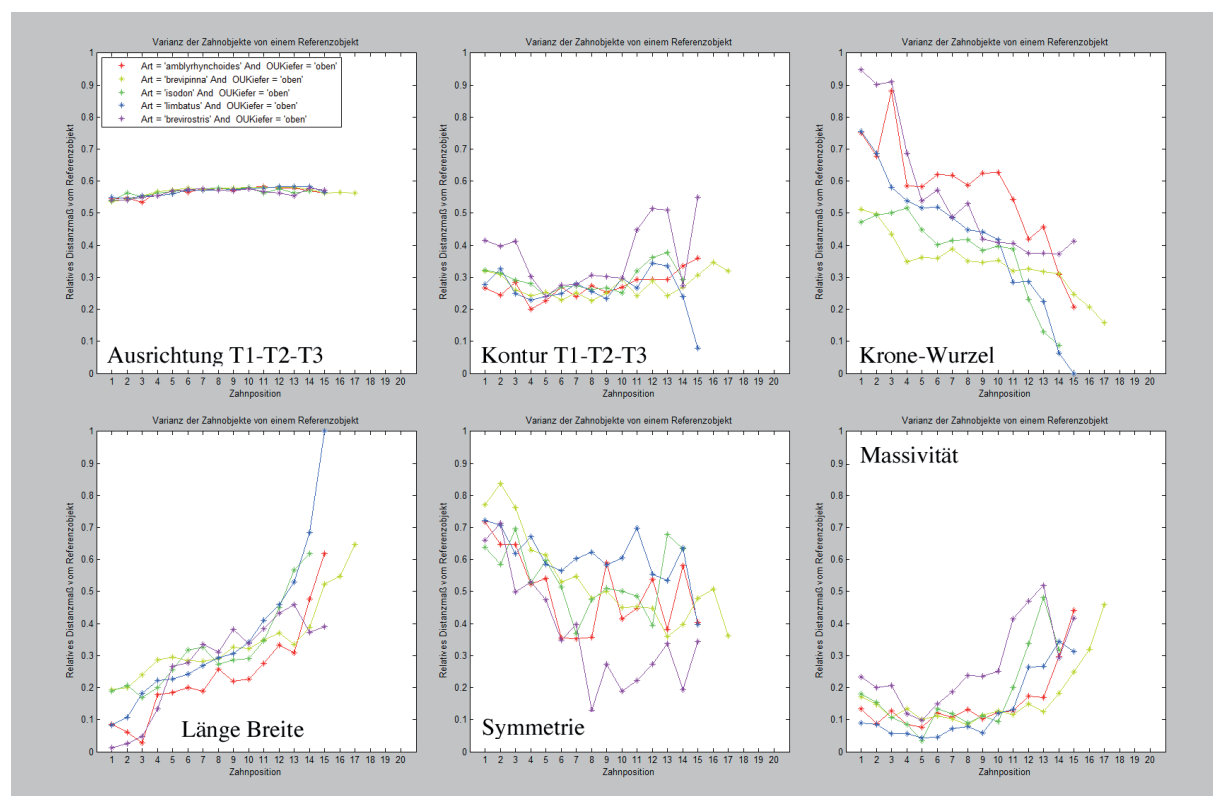


Abb. 87: Detailbewertung der Merkmale der Oberkieferbezahnung der *Isodon*-Gruppe

in beiden Fällen das am weitest separierte Taxon dar, das besonders gut gegen *Carcharhinus limbatus* und *Carcharhinus isodon* differenziert ist und keine Überschneidungspunkte mit diesen aufweist. Gut separiert sind, im Bezug auf das Verhältnismerkmal Krone-Wurzel, auch *Negaprion brevirostris* und *Carcharhinus brevipinna*, ebenfalls vollkommen ohne überschneidende Graphen. Die Betrachtung der Symmetrie ergibt wieder etwas diffuser verlaufende Graphen mit ständigen Richtungsänderungen, die aber trotz zahlreicher Kreuzungspunkte im posterolateralen Bereich gegenseitig differenzierbar sind. Bezogen auf die Massivität steht wieder *Negaprion* als am stärksten, vor allem von *Carcharhinus limbatus*, isoliert da. Im Fall der *Isodon*-Gruppe wird auf besondere Weise deutlich, wie wertvoll die Betrachtung der Einzelmerkmale zur Detektion artspezifisch differenzierbarer Attribute ist. Trotz relativ merkmalsarmer Bezahnung, ist eine artunterscheidung anhand einzelner Zähne möglich. Wichtig ist nur die gezielte Untersuchung und Fallunterscheidung.

Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Unterkieferzähne der *Isodon*-Gruppe (Abb. 88, 89)

Bei den Unterkieferzähnen der Vertreter der *Isodon*-Gruppe zeigt sich bereits bei der alleinigen Analyse der Distanzwerte des Merkmalskomplexes Skelett eine sehr harmonisches Bild mit gut separierten und relativ geradlinigen Graphen. Beinahe deckungsgleich stehen dabei *Carcharhinus brevipinna* und *Negaprion brevirostris* sehr gut separiert gegen ein weiteres, nicht ganz so markant korreliertes Paar, bestehend aus *Carcharhinus limbatus* und *Carcharhinus amblyrhynchoides*. Dazwischen quert im flachen Winkel der Kurvenverlauf von *Carcharhinus isodon*. Wird nun der Merkmalskomplex Kontur zugeschaltet, so rücken die Graphen der beiden Paarungen intern jeweils etwas auseinander und werden besser gegenseitig differenzierbar. Die Zuschaltung des Merkmalskomplexes der Ausrichtung der Skelettäste sorgt für eine deutliche Kompaktierung und Glättung aller Graphen, wobei der Werteverlauf im Grunde gleich bleibt. Die Graphen werden nur grafisch enger um das relative Distanzmaß von 0,5 geschart. Dieser Verlauf der Graphen bleibt auch für die Berechnungen mit allen weiteren Merkmalskomplexen bestehen. Eine substantielle Änderung ergibt sich erst bei der Einzelmerkmalsanalyse. Dabei zeigt sich die grafische Auswertung für den Konturverlauf T1-T2 noch relativ diffus, mit, vor allem bei *Negaprion*, stark gezackten Kurvenverläufen. Die Kontur von T2-T3 liefert schon wesentlich besser separierte Graphen. So zeigt sich wiederum eine Paarung von *Negaprion brevirostris* und *Carcharhinus brevipinna*, die zusammen deutlich gegen die drei anderen relativ eng beieinander gestaffelten Speziesgraphen differenzieren. Die Einzelfallunterscheidung von *Negaprion* oder *Carcharhinus brevipinna* gegen *C. amblyrhynchoides*, *C. limbatus* oder *C. isodon* ist demnach ohne weiteres möglich. Die Gruppen untereinander zu differenzieren ist schwierig. Die grafische Analyse des Konturverlaufes T3-T1 weitet nun auch die Gruppierungen auf.

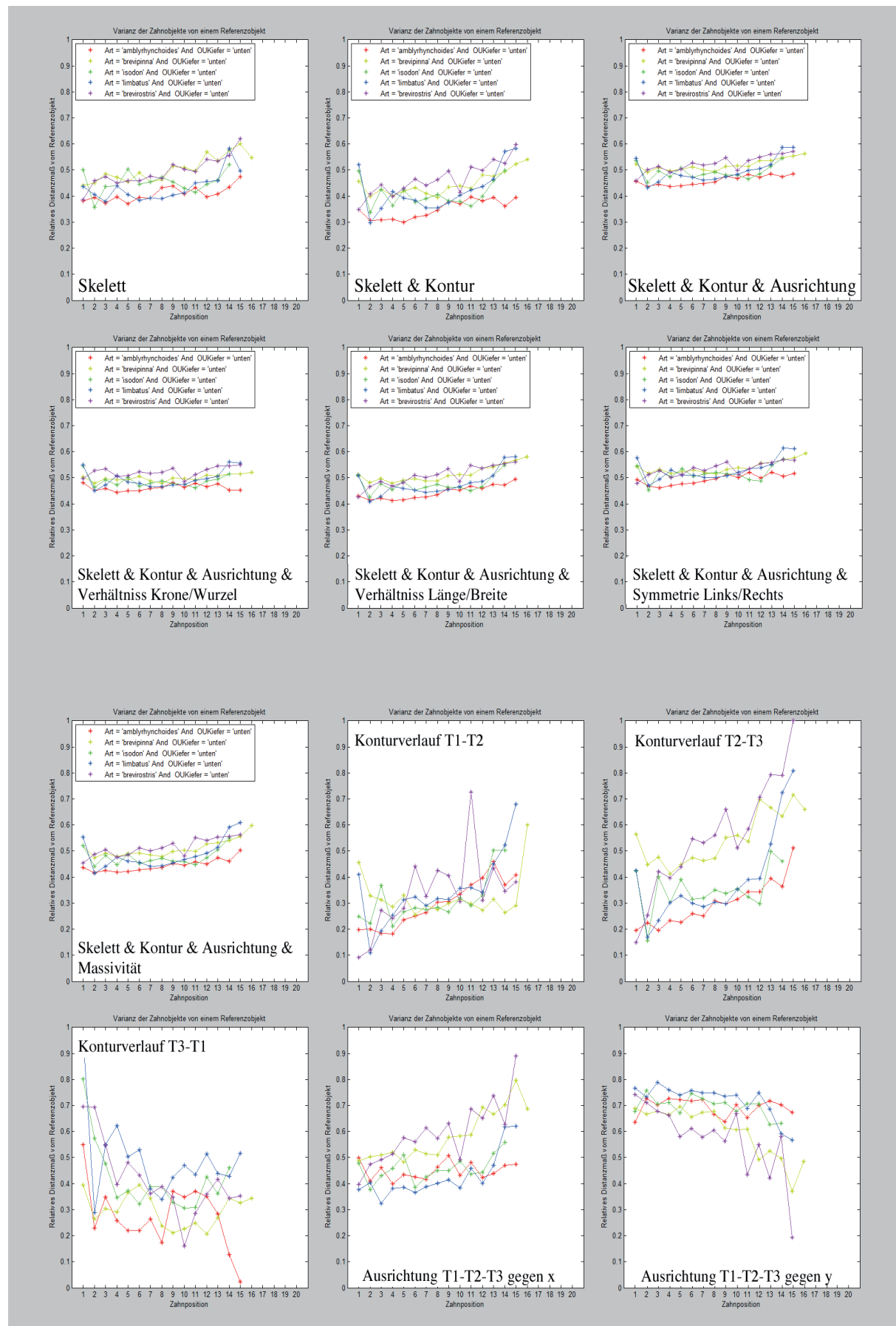


Abb. 88: Datenplots der selektiven Merkmalsauswahl für die Unterkieferbezeichnung der *Isodon*-Gruppe

Sie sorgt für eine klare Differenzierung von *Carcharhinus limbatus* und *Carcharhinus amblyrhynchoides*, als auch für eine deutliche Trennung von *Negaprion brevirostris* und *Carcharhinus brevipinna*. Zwischen diesen Graphen zeichnet sich *Carcharhinus isodon*, sowohl gegen die einen als auch gegen die anderen Spezies, ab. Die Ausrichtungen aller drei Skelettäste, jeweils gegen x-Achse und y-Achse, sorgt für einen grafischen Werteverlauf der mit jenem der Ausrichtung T1-T2 vergleichbar ist. Wie schon bei der Analyse der Oberkieferbezahnung zeigt sich auch bei entsprechender Analyse der Unterkieferzähne, dass die Ausrichtung aller drei Kieferäste im zweidimensionalen Raum zur einer beinahe deckungsgleichen Darstellung der Speziesgraphen sorgt. Alle Konturverläufe gemeinsam betrachtet ergibt hingegen eine wesentlich bessere Separierung. Am eindeutigsten sind wieder *Negaprion* und *Carcharhinus amblyrhynchoides* von einander separiert, die Graphen aller anderen Spezies liegen dazwischen. Die Untersuchung und grafische Abtragung der unterstützenden Einzelmerkmalskomplexe erbringt, hauptsächlich für die Bewertung der Symmetrie sehr gut separierte Graphen für *Negaprion*, der den anderen Spezies klar gegenübersteht und eindeutig gegen diese differenziert werden kann. Betrachtet man ausschließlich die Massivität, so grenzen sich am stärksten *Negaprion* und *Carcharhinus amblyrhynchoides* von einander ab. Zusammenfassend kann auch für die Unterkieferbezahnung der *Isodon*-Gruppe festgestellt werden, dass die gesonderte Betrachtung der separaten Merkmalskomplexe Ausrichtung und Kontur, die nötigen artunterscheiden Kriterien liefert, um alle Positionen der Unterkieferbezahnung aller Spezies mit einer hohen Sicherheit zuzuordnen.

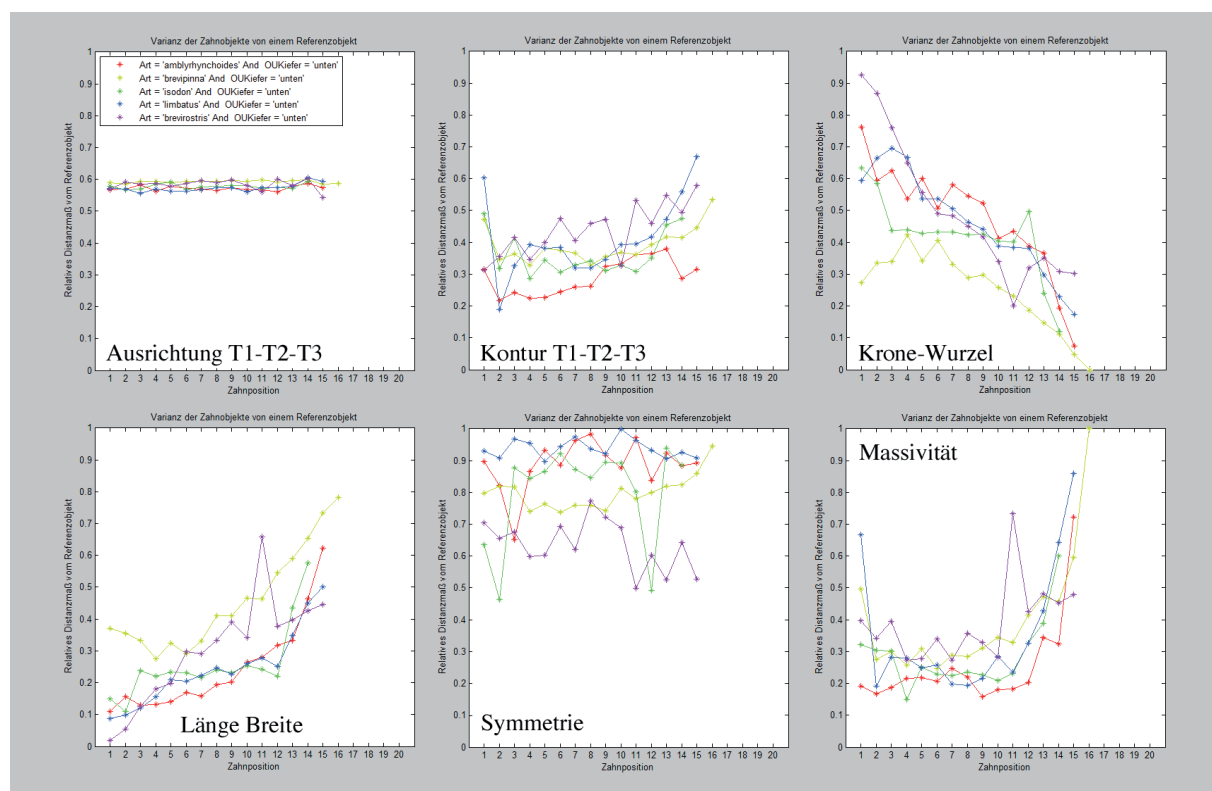


Abb. 89: Detailbewertung der Merkmale der Unterkieferbezahnung der *Isodon*-Gruppe

Test einzelner Spezies der *Isodon*-Gruppe (Abb. 90)

Für die Vertreter der *Isodon*-Gruppe konnte in allen Fällen eine nur untergeordnete dignathe Heterodontie nachgewiesen werden. Somit wurden durch die Analyse mittels AAM die bestehenden Erkenntnisse aus der klassischen deskriptiven Taxonomie bestätigt. Interessante Unterschiede bieten aber die separaten Analysen der ontogenetischen Entwicklungsstufen. Es wurden zwar nur leichte morphologische Differenzen zwischen juvenilen und adulten Zähnen von *Carcharhinus brevipinna* festgestellt, die es in Folge mit mehr Datenmaterial zu überprüfen gilt. Für *Carcharhinus isodon* zeigten sich aber deutliche dignath-heterodonte Tendenzen bei juvenilen Zähnen, deutlicher als bei den adulten. Sind bei den juvenilen über die gesamte Bandbreite der Kieferpositionen klare Unterschiede zwischen Ober- und Unterkiefer belegt worden, so gilt die bei adulten Individuen nur im äußersten posterioren Winkel des Kiefers, nahe der Kommissur.

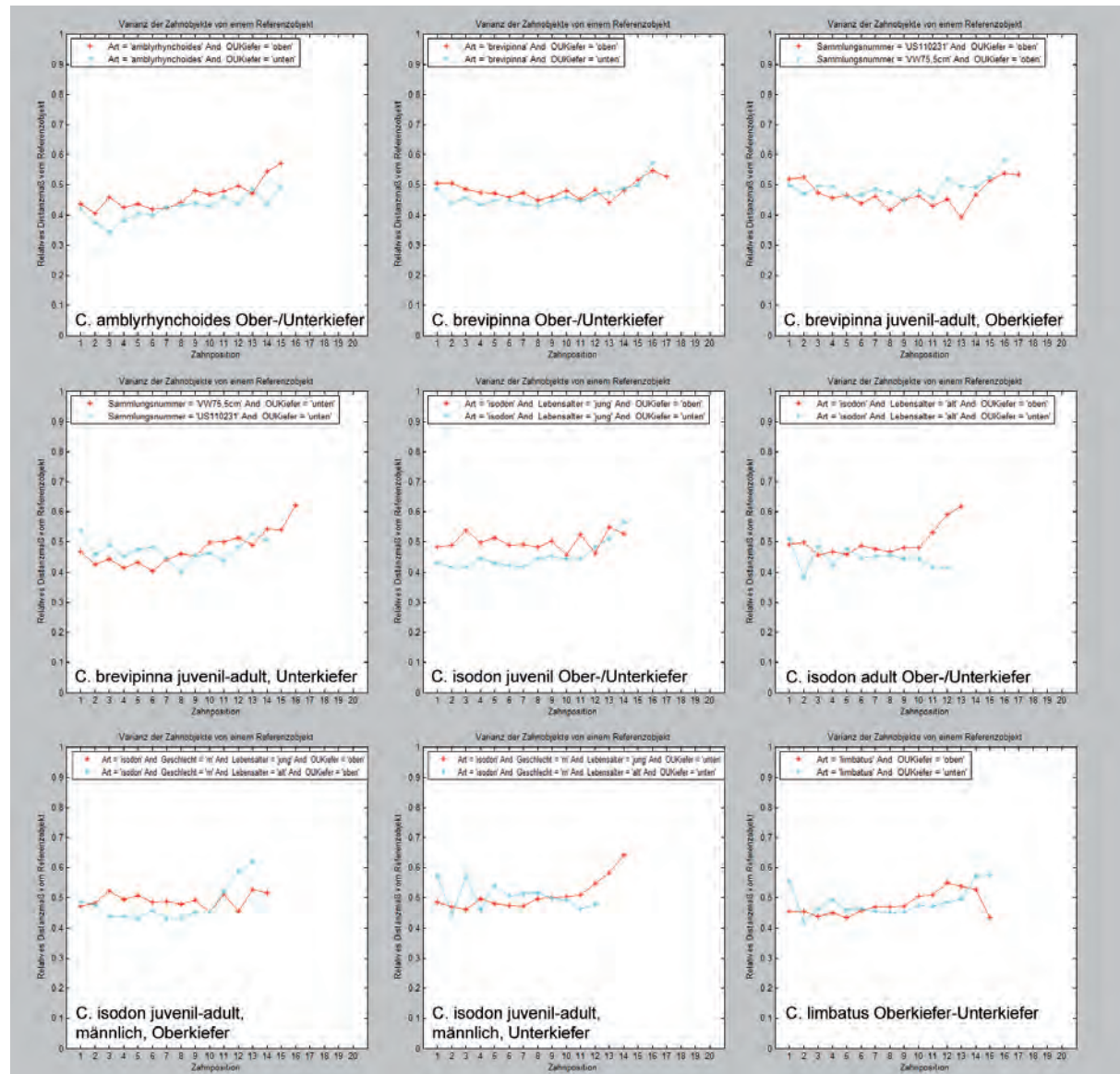


Abb. 90: Einzeltests der Merkmale der *Isodon*-Gruppe

1.2.7. Die *Cuvier*-Gruppe

Die *Cuvier*-Gruppe rekrutiert sich aus den beiden Gattungen, deren morphologischen Zahnmerkmale sich von denen aller anderen Spezies der Carcharhinidae essentiell unterscheiden. Zum einen ist dies der Namensgeber der Gruppe, der Tigerhai *Galeocerdo cuvier*, zum anderen der Blauhai, *Prionace glauca*. In beiden Fällen handelt es sich um monospezifische Gattungen, die zumindest rezent, lediglich die eine genannte Art aufweisen. Da aber vor allem *Galeocerdo* mit einer ganzen Reihe von Nachweisen fossiler Verwandter aufwarten kann, ist die individuelle Merkmalsanalyse sowohl der einen als auch der anderen Spezies wichtig. Die sehr typischen Zähne von *Galeocerdo cuvier* sind sowohl in Ober- und Unterkiefer, als auch innerhalb eines Kieferastes, relativ gleichförmig, mit typischer, breit-schaufelartiger und stark aufgebogener Hahnenkammform. Mit zunehmender posteriorer Stellung flachen die Zähne insgesamt aber ab und erscheinen breiter. Sie haben stark gebogene und geneigte Hauptspitzen, deren Apex sich bei Unterkieferzähnen leicht mesial zurückbiegt. Der apikale Teil der Krone zeigt somit eine schwach konkave mesiale Schneidekante, wohingegen der mediane und basale Bereich deutlich konvex gekrümmt ist. Die Zähne von *G. cuvier* besitzen zusätzlich sehr kräftige distale Nebenspitzen bzw. distal wie mesial eine prominente Serrulation. Die Nebenspitzen sind in sich bis Dritter Ordnung zusätzlich serruliert. Ebenso unverwechselbar sind die Zähne von *Prionace glauca*. Im Oberkiefer besitzen sie hoch-dreieckige, aufrechte und stets serrulierte Kronenspitzen. Die Kronenspitze hat die typische Form eines Fangzahnes oder eines Jagdmessers. Je weiter die Zahnposition in posteriorer Richtung vorrückt, desto flacher und stärker distal gebogen stellt sich die Krone dar. Unterkieferzähne sind variabel serruliert und haben schlanke dolchartige Kronenspitzen die mesial wie distal in relativ steile Kronenschultern übergehen.

Der rezente Tigerhai *Galeocerdo cuvier* kommt weltweit in tropischen und gemäßigten Küstenregionen vor und kann Lebensräume vom Flachwasserbereich der Küsten bis zum Pelagial in 140 m Tiefe besiedeln, wählt manchmal aber auch Flussläufe und Offshore-Regionen. Als vagabundierender Opportunist mit breit gefächertem Beuteschema, weist er riesige Verbreitungsgebiete auf. Er bevorzugt turbidierte Regionen in kontinental geprägten Gewässern oder um große Inselarchipele, wo ausreichend nährstoffreiches Wasser den Lebensraum seiner Beute bietet. Mit 5 bis maximal 7 m Länge gehört er zu den größten Predatoren der Weltmeere und hat das vielfältigste Nahrungsspektrum aller Haie. Es umfasst beinahe alles was ihm vor sein Maul kommt, seien es Schildkröten, Vögel, Fische und andere Haie. Selbst Autoreifen, Kanister und anderer Unrat wurde in Tigerhaimägen gefunden – diese Spezies frisst fast alles. Der Blauhai wird in der Regel 3 bis maximal 4 m lang. Als pelagischer Räuber bevorzugt er küstenfernere oder ozeanische Gewässer abseits des Küstenschelfs und taucht bis in eine Tiefe von rund 350 m.

Er ist ein ausgesprochener Kosmopolit und kommt in allen tropischen bis gemäßigten Meeresgebieten vor. Auch der Blauhai ist ein opportuner Jäger und frisst fast alles, was er erbeuten kann. Hauptsächlich sind dies Fische wie Heringe, Makrelen, Sardinen oder Thunfische. Außerdem jagt er Kopffüßer und auch kleinere Haiarten.

Analyse der Datenplots der Relativen Distanzmaße der *Cuvier*-Gruppe (Abb. 91)

Entgegen den bisherigen Darstellungen, erfolgt die Abtragung der relativen Distanzmaße der *Cuvier*-Gruppe gegen Nullvektor, Gesamtmittelwert und Positionsmittelwert für Ober- und Unterkiefer gemeinsam in einem Diagramm. Zum einen besteht die Gruppe aus nur zwei Mitgliedern, die für sich schon sehr individuelle Zahnmerkmale aufweisen und zum anderen sind viele Zähne von *Galeocerdo cuvier* in den Sammlungsdatenbanken nicht ihrer Ober- oder Unterkieferposition zugeordnet. Entsprechende Informationen wurden als unnötig erachtet, da die Zähne laut bestehender Lehrmeinung keine dignathe Heterodontie aufweisen. Lediglich ein juveniles Exemplar konnte als vollständiges Körperpräparat untersucht und dessen Zähne freipräpariert werden.

Die Individualität der Zahnmerkmale zeigt sich auch eindrücklich in der grafischen Analyse. Die Bezeichnung von *Prionace glauca* ist sowohl für Unter- als auch für Oberkiefer deutlich von

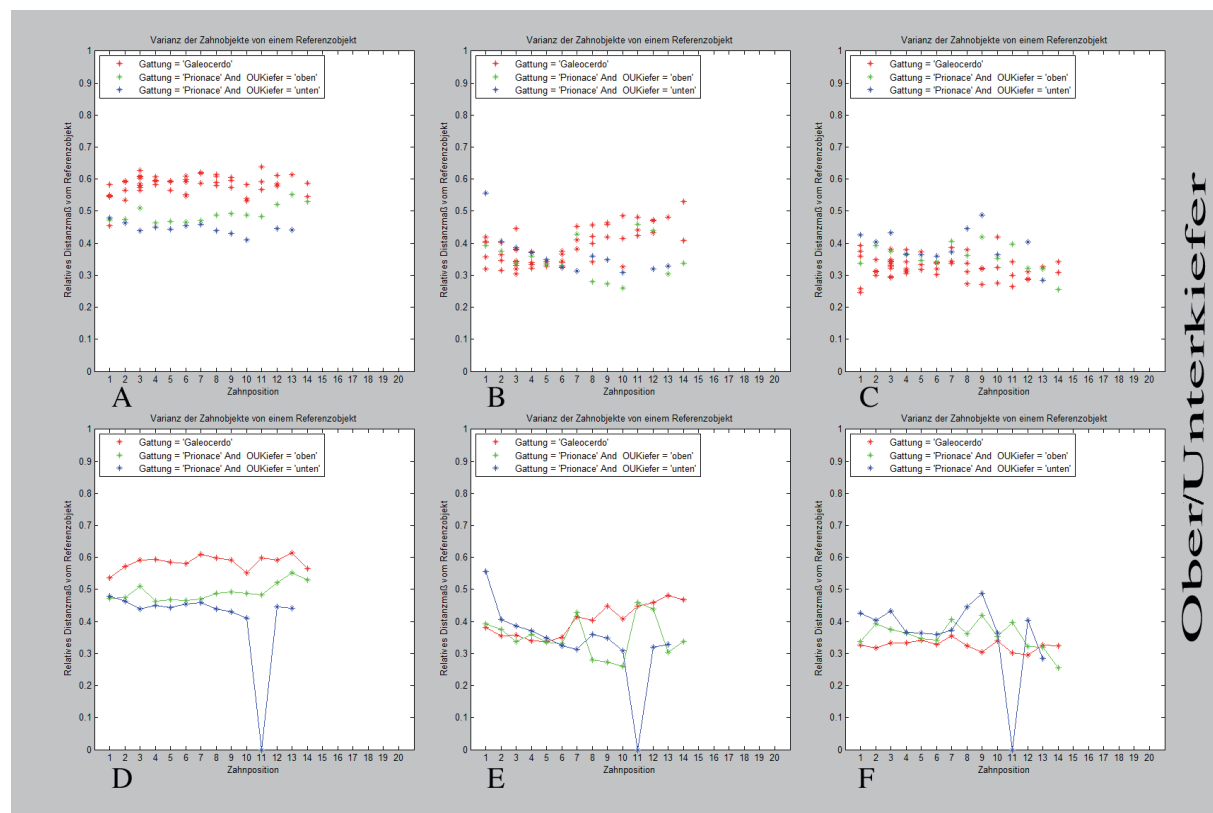


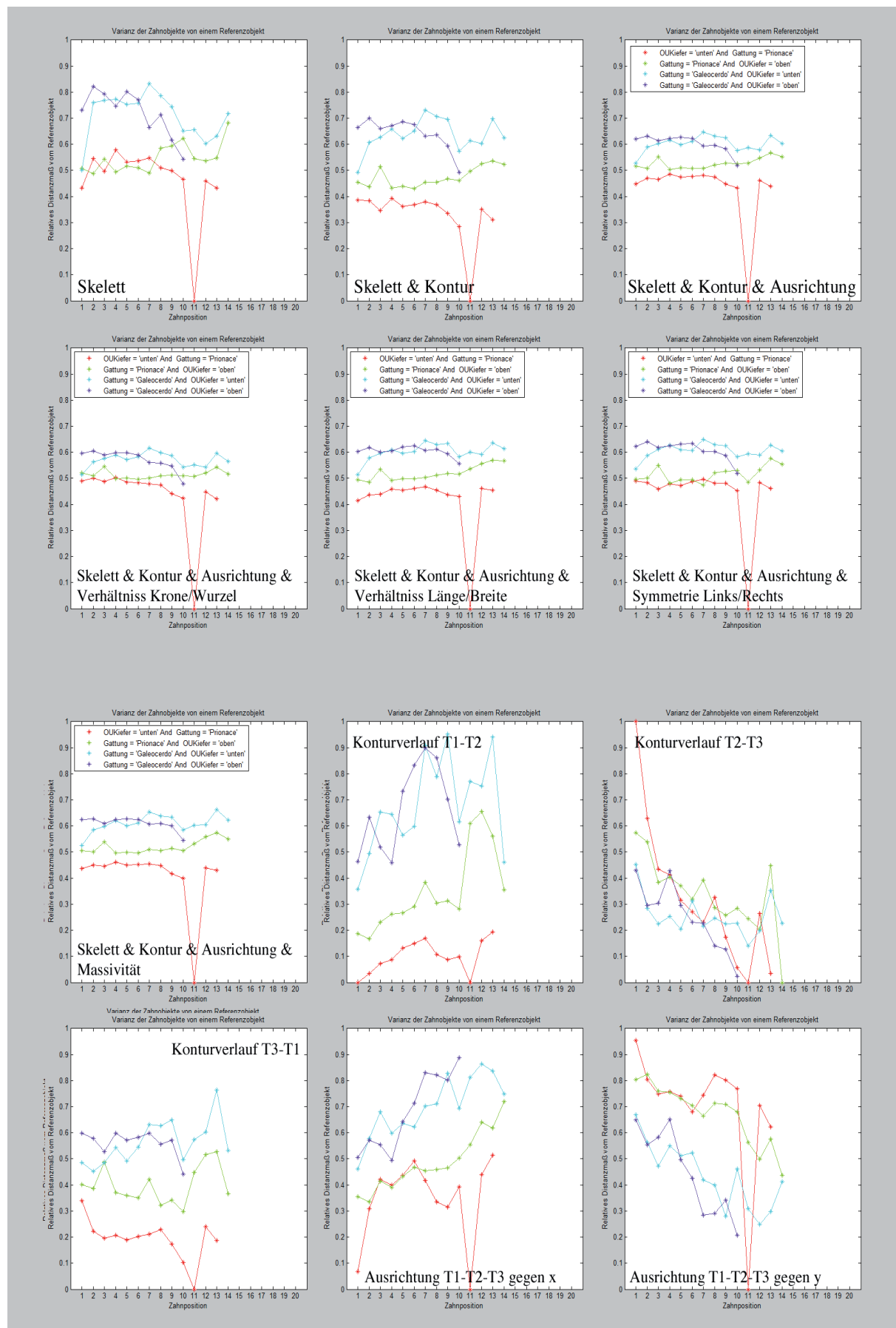
Abb. 91 Datenplots der Relativen Distanzmaße der *Cuvier*-Gruppe

den Zähnen *Galeocerdo*'s separiert. Ebenfalls wird die klare Unterscheidung von Unter- und Oberkieferzähnen bei *Prionace* herausgestellt. Die Darstellungen der relativen Distanzmaße gegen Gesamt- und Positionsmittelwert zeigt wiederum eine Verschiebung der *Galeocerdo*-Werte zur x-Achse, da wesentlich mehr Einzelzähne in die Berechnung mit eingegangen sind. Der Ausreißerwert von *Prionace* auf Position 11 ist auf fehlende Daten für diese Stellung zurückzuführen.

Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Ober- und Unterkieferzähne der *Galeocerdo*-Gruppe (Abb. 92, 93)

Die selektive Merkmalsauswahl bezieht sich neben den Werten von *Prionace* zusätzlich auf die Werte des juvenilen Exemplares von *Galeocerdo*, da für dieses alle Kieferpositionen bekannt sind. Es wurden somit Ober- und Unterkieferzähne gemeinsam in einem Diagramm dargestellt. Entgegen der bestehenden Erkenntnisse im Bezug auf dignathe Heterodontie bei *Galeocerdo*, zeigt sich, dass sehr wohl eine Unterscheidung von Ober- und Unterkieferzähnen auf allen Positionen möglich ist. Eine besonders eindruckliche Separierung ergeben die Kombinationen der Merkmalskomplexe von Skelett und Kontur, sowie von Skelett-Kontur-Ausrichtung. Beide Spezies zeigen klar gegenseitig und auch dignath separierte Graphen. Die zusätzliche Betrachtung der unterstützenden Merkmale ergibt im Grunde nur leichte Verschiebungen der Graphen, wobei die Merkmale Länge-Breite und Massivität die dignathe Heterodontie von *Prionace* am besten hervorheben. Die separate Betrachtung der einzelnen Konturverläufe bestätigt nun aber das einheitliche Bild der Ober- und Unterkieferzähne bei *Galeocerdo*. Die Distanzwerte der Zähne liegen vor allem bei T1-T2 für die jeweiligen Positionen recht nah beieinander und zeigen einige Überschneidungen. Für *Prionace* hingegen, weisen die Werteverläufe markante dignathe Unterschiede nach. Die Konturverläufe T2-T3 ergeben in der Analyse eher diffuse Werteverläufe von beiden Spezies. Die Betrachtung von T3-T1 bestätigt aber wieder die Beobachtungen aus T1-T2. Die Betrachtung des Gesamtkonturverlaufes gegen x-Achse oder y-Achse ergibt eine markant schlechtere Separierung der Ober- und Unterkieferbezahnung von *Prionace*. Bei *Galeocerdo* bleiben die Graphen nah beieinander gestaffelt mit mehrerer Überschneidungspunkten.

Die Gesamtausrichtung T1-T2-T3 parallelisiert die Graphen nach bekanntem Schema, Die Gesamtkonturanalyse im zweidimensionalen Raum bestätigt die Ergebnisse aus der Analyse von Skelett-Kontur. *Prionace* weist eine eindruckliche dignathe Heterodontie auf und auch für *Galeocerdo* ist eine entsprechende Differenzierung der Ober- und Unterkieferbezahnung möglich. Die Kronen-Wurzel Verhältnisse ergeben besonders für anterolaterale Positionen von *Prionace*



eine deutliche dignathe Differenzierung, die posterioren Stellungen sind schlechter separiert. Bei *Galeocерdo* zeigt sich die entgegengesetzte Situation, in anterioren Stellungen sind die Graphen beinahe deckungsgleich und splitten posterior auf. Ähnliche Ergebnisse liefern die Analysen der Distanzwerte bezogen auf den Merkmalskomplex Länge-Breite. Das Symmetriemerkmal zeigt für *Prionace* neben dem bekannten Nullwert auf Position 11 des Unterkiefers, auf gleicher Position einen Ausreißerwert, der nicht erklärt werden kann. Ansonsten sind die Graphen beider Spezies für jenes Merkmal zwar sehr unruhig im Verlauf aber trotzdem gut separiert. Sehr gute Differenzierungsmöglichkeiten für die Ober- und Unterkieferbezahnung von *Prionace* liefert das Massivitätskriterium. Hier wird die wesentlich robustere Form der Oberkieferzähne deutlich. Für *Galeocерdo* hingegen zeigt sich wiederum die gleichförmige dignathe Morphologie, die sich besonders in der Massivität widerspiegelt.

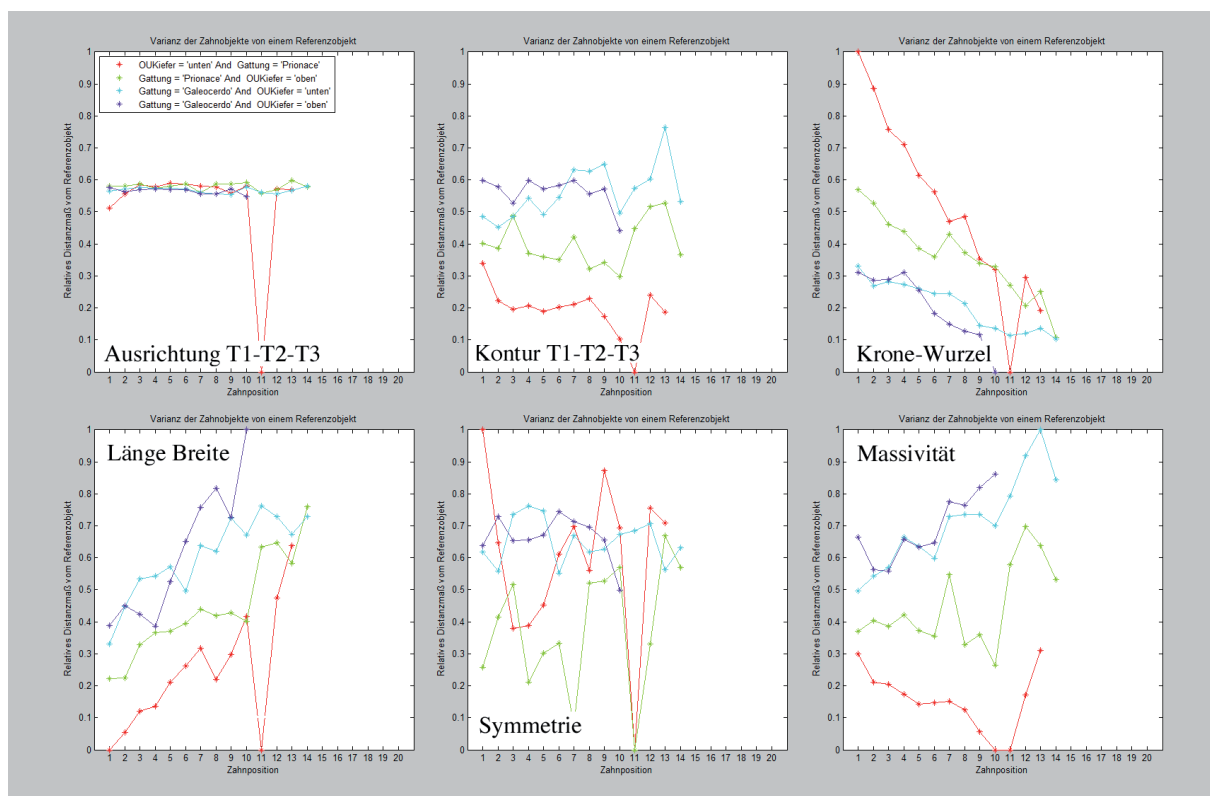


Abb. 93: Detailbewertung der Merkmale der Ober-/Unterkieferbezahnung der *Cuvier*-Gruppe

Test einzelner Spezies der *Cuvier*-Gruppe (Abb. 94)

Der ontogenetische Einzeltest von Galeocерdozähnen verdeutlicht noch einmal eindrucksvoll,

wie ähnlich die Zähne von juvenilen und adulten Individuen gebaut sind. Charakteristische Muster für die einzelnen Alterstadien sind nicht erkennbar.

Dignathe Heterodontie, zumindest bei juvenilen Individuen, kann hingegen in Ansätzen in anterioren und posterioren Stellungen wahrgenommen werden. Diese Tendenz ist für zahlreiche zusätzliche Zähne von weiteren erwachsenen Individuen mit bekannter Ober- und Unterkieferposition zu überprüfen. Für *Prionace* wird noch einmal der gleichmäßig separierte Verlauf der Ober- und Unterkiefergraphen verdeutlicht.

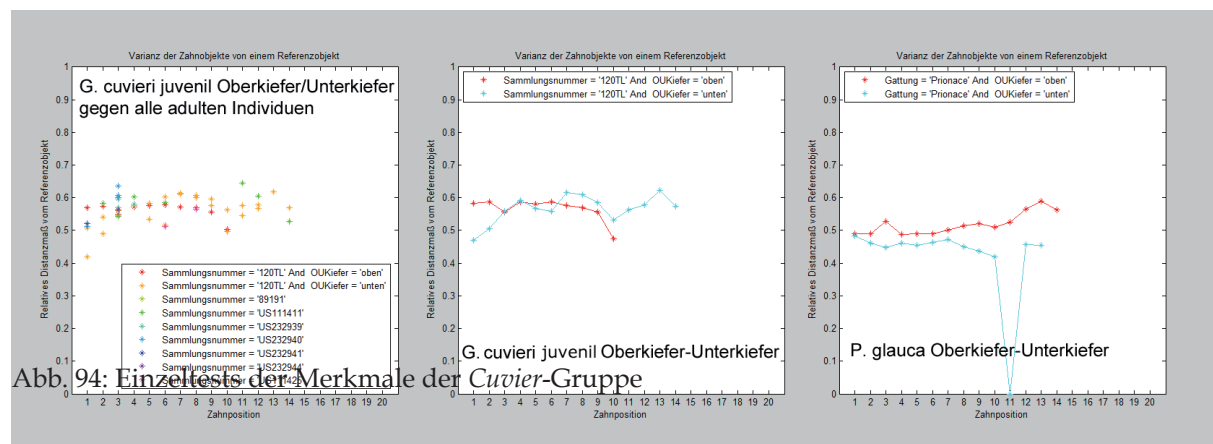


Abb. 94: Einzeltests der Merkmale der *Cuvier*-Gruppe

1.2.8. Die *Rhizoprionodon*-Gruppe

Die *Rhizoprionodon*-Gruppe enthält die Vertreter mit den meisten Einzelnachweisen und soll stellvertretend die Auswirkungen von deutlich mehr Einzelwerten auf die Klassifizierungsmöglichkeiten aufzeigen. Die Gruppe umfasst vor allen die Vertreter der Schmalnasenhaie sowie die eng mit ihnen verwandten Schlitzaugenhaie (*Loxodon*) und Spatennasenhaie (*Scoliodon*). Es handelt sich bei diesen Haien stets um kleine und schlanke Haie mit grazilen, spitzspießförmigen Zähnen und grundsätzlich geringer dignather und monognather Heterodontie. Der Schlitzaugenhai, *Loxodon macrorhinus*, ist mit einer Körperlänge zwischen 60 maximal 90 cm ein kleiner und sehr schlanker Hai. Als ausgesprochene Flachwasserart kommt er nur in den Küstengebieten und den entsprechenden Flachwasserzonen von 7 bis 80 m Wassertiefe vor, wo er nach kleineren Fischen jagt. Sein Verbreitungsgebiet umfasst weite Teile des Indischen Ozeans von Südafrika bis Indien, das Rote Meer und den Westpazifik von Japan und China, bis nach Nordaustralien.

Der Spatennasenhai, *Scoliodon laticauda* ist ein schlanker Hai mit einer Körperlänge von 50 bis maximal 75 cm. In den Flachwasserregionen des Kontinentalschelfs, jagt er bevorzugt über steinigen Gründen nach bodenlebenden Fischen der Uferzone. Seine Verbreitung umfasst

weite Teile des Indischen Ozeans von Tansania bis Indien und Sri Lanka.

Der Milchhai, *Rhizoprionodon acutus*, ist ein mittelgroßer Hai mit etwa 110 bis maximal 178 cm Körperlänge. Als Bewohner der Flachwasserzonen subtropischer bis tropischen Gewässer, jagt er in Küstennähe nach kleineren Fischen, Krebstieren, Schnecken und Tintenfischen. Er ist vor allem an den Küsten Afrikas, Südasiens, Südostasiens und Nordaustraliens zu finden.

Der Brasilianische Scharfnasenhai, *Rhizoprionodon lalandii*, ist mit 50 bis maximal 80 cm Länge ein mittelgroßer Hai. Auch er ist eine ausgesprochene Flachwasserart, die am Rand des Kontinentalschelfs über sandigem und schlammigem Grund bis in 70 m Tiefe nach kleinen Fischen, Krebstieren, Schnecken und Tintenfischen jagt. Er ist im westlichen Atlantik in den tropischen Gewässern der südamerikanischen Küste von Panama bis Brasilien beheimatet.

Der Pazifische Scharfnasenhai, *Rhizoprionodon longurio*, ist ein Bewohner flacher Küstengewässer und gehört mit 50 bis maximal 154 cm Länge zu den mittelgroßen Vertretern der Gruppe. Er ernährt sich räuberisch vor allem von verschiedenen Fischen, Krebstieren, Schnecken und Tintenfischen. Er ist die einzige Art der Scharfnasenhaie, der im östlichen Pazifik an der amerikanischen Küste von Kalifornien bis Peru lebt. Im Bereich des Kontinentalschelfs jagt er in bis zu 23 m Tiefe.

Der Karibische Scharfnasenhai, *Rhizoprionodon porosus*, ist mit 80 bis maximal 110 cm Länge ein kleiner bis mittelgroßer Hai. Auch er lebt in den Flachwasserzonen der tropischen Gewässer der Karibik und der Küsten Mittel- und Südamerikas. Dort geht er im Bereich des Kontinentalschelfs an der Küste aber auch in Wassertiefen von 500 m auf die Jagt nach Fischen, Krebstieren, Schnecken und Tintenfischen.

Der Atlantische Scharfnasenhai, *Rhizoprionodon terranova*, erreicht die gleichen Körpermaße wie sein karibischer Verwandter und jagt wie dieser im Flachwasser der gemäßigten bis tropischen Küstengewässer des Kontinentalschelfs im gesamten Bereich des westlichen Atlantiks, von der nordamerikanischen Küste bis nach Mittelamerika nach Fischen, Krebstieren, Schnecken und Tintenfischen. Er kommt aber auch in Buchten, Hafenbecken und Ästuaren mit brackigem Wasser vor.

Analyse der Datenplots der Relativen Distanzmaße der *Rhizoprionodon*-Gruppe (Abb. 95)

Die Plots der relativen Distanzmaße der *Rhizoprionodon*-Gruppe zeigen relativ geradlinige, parallele Kurvenverläufe für die verschiedenen Spezies. Dies ist zum überwiegenden Teil auf die hohe Wertedichte und die auf diese Weise geminderte Auswirkung von Ausreißerwerten auf den Verlauf der gemittelten Graphen. Die Ausnahmen bilden *Loxodon* und *Scoliodon* die mit wesentlich weniger Werten in die Berechnungen mit eingegangen sind.

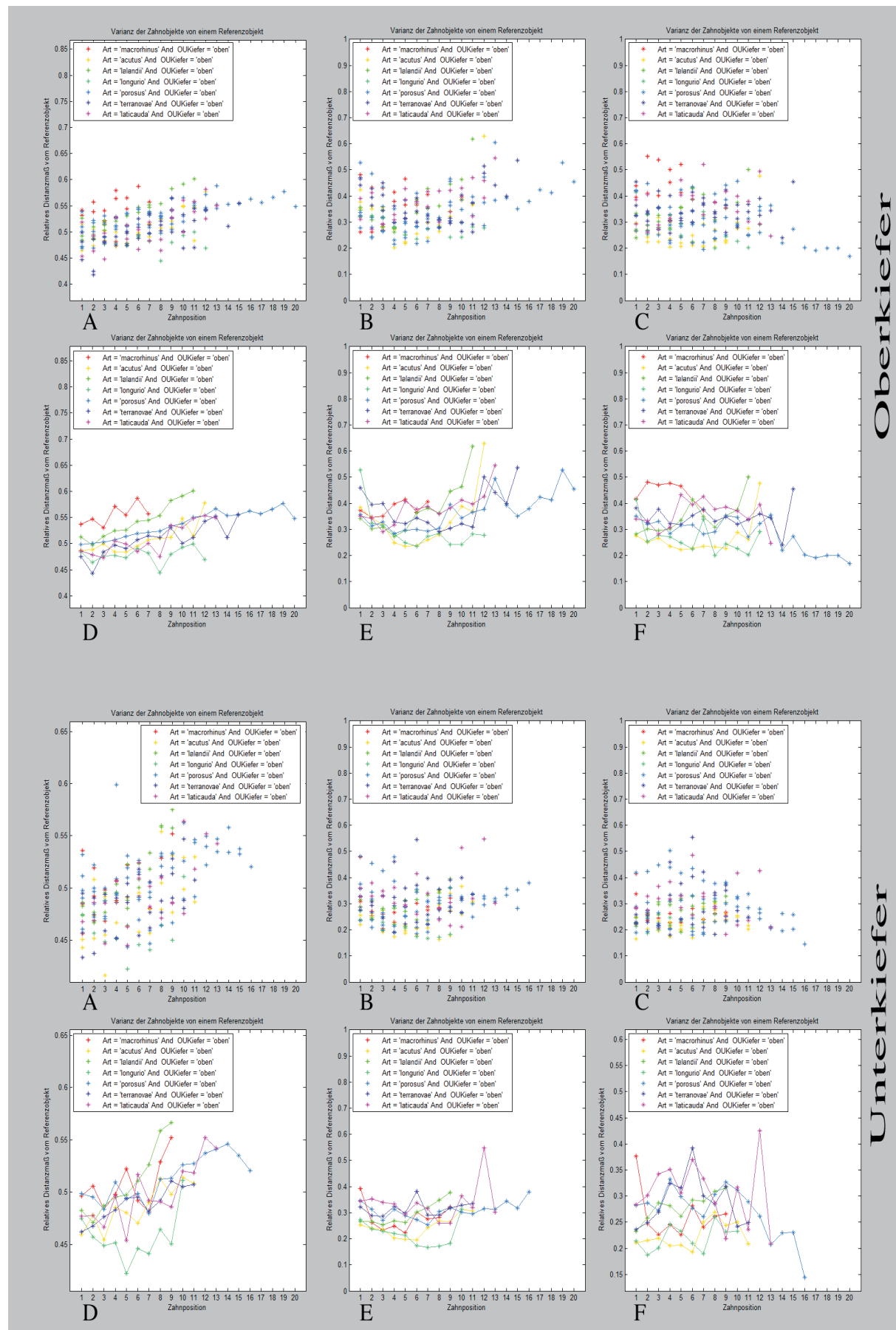


Abb. 95: Datenplots der Relativen Distanzmaße der *Rhizoprionodon*-Gruppe

Trotzdem ist vor allem auch *Loxodon macrorhinus* im Abtrag gegen den Nullvektor, deutlich differenzierbar und gut gegen die anderen Spezies separiert. *Loxodon* grenzt mit *Scoliodon laticauda*, dessen Graph, zusammen mit *Rhizoprionodon longurio*, am weitesten vom Kurvenverlauf *Loxodon*'s entfernt gegenüber steht, die anderen Spezies ein. Von oben nach unten zeichnen sich der Reihe nach die Graphen von *Loxodon*, *R. lalandii*, *R. porosus*, *R. terranova*, *R. acutus*, *Scoliodon* und *R. longurio* ab. Die Darstellung der relativen Distanzmaße, abgetragen gegen Gesamt- und Positionsmittelwert, bringt keine verbesserte Separierung. Bei der Betrachtung der entsprechenden Werte für die Unterkieferbezahnung ergibt sich hingegen ein drastisch anderes Bild. Die Graphen der Distanzmaße der Unterkieferzähne zeigen abgetragen gegen den Nullvektor zackige Graphen und eine Reihe von Überschneidungspunkten. Einzig *Rhizoprionodon lalandii* weist einen gleichmäßigen Werteverlauf auf. *Rhizoprionodon longurio* separiert am stärksten gegen alle anderen Spezies. Gut unterscheidbar sind zusätzlich *Rhizoprionodon acutus* und *Rhizoprionodon lalandii*.

Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Oberkieferzähne der *Rhizoprionodon*-Gruppe (Abb. 96, 97)

Die Untersuchung des Merkmalskomplexes Skelett bestätigt für die Oberkieferzähne sehr deutlich die Ergebnisse aus dem Gesamtmerkmalsvektor, mit exakt der gleichen Verteilung der Speziesgraphen. Die Zuschaltung weiterer Merkmalskomplexe erzeugt lediglich enger gestaffelte Graphen aber keine Verbesserung der Separation. Erst die separate Betrachtung der Einzelmerkmale generiert neue Werteverteilungen. Die Distanzwertvergleiche für den Konturverlauf T1-3 ergeben mit *Rhizoprionodon longurio* den am weitest separierten Kurvenverlauf. Dieser differenziert sehr gut gegen alle anderen Speziesgraphen. Der am besten parallel liegende Graph von *Rhizoprionodon acutus* differenziert, neben *Rhizoprionodon longurio*, außerdem sehr gut gegen *Rhizoprionodon porosus* und *Rhizoprionodon lalandii*. Ebenfalls parallel separierte Graphen weisen *Scoliodon laticauda* und *Rhizoprionodon lalandii* auf. Alle anderen Spezies kreuzen deren Werteverläufe. In der Analyse der Distanzwerte für die Konturverläufe von T2-T3, separieren die Graphen von *Loxodon macrorhinus* und darauf folgend *Rhizoprionodon lalandii*, am weitesten von den Kurven der anderen Taxa, die ihrerseits durchweg kreuzende Werteverläufe aufweisen und nah beieinander gestaffelt sind. Der Konturverlauf von T3-T1 ergibt Distanzwerte, die abgetragen auf die Graphen der durchschnittlichen Distanzwerte pro Spezies und Position keine deutlich abgesetzten Graphen liefert. Alle Spezieskurven liegen relativ nah beieinander und zeigen etliche Überschneidungsbereiche. Auch die Ausrichtungen der Skelettäste gegen x-Achse oder y-Achse liefern keine verbesserte Differenzierung.


Abb. 96: Datenplots der selektiven Merkmalsauswahl für die Oberkieferbezeichnung der *Rhizoprionodon*-Gruppe

Die Analyse der Ausrichtung im karthesischen Koordinatensystem ergibt, wie bei allen Großgruppen zuvor, eine sehr enge Staffellung der Graphen und kaum die Möglichkeit die Spezies zu differenzieren. Die Beurteilung des Gesamtkonturverlaufes T1-T2-T3 separiert wieder *Loxodon macrorhinus* und *Rhizoprionodon longurio* mit den am weitesten von einander entfernten Graphen. Beide Taxa zeigen klar von *Rhizoprionodon lalandii* und *Rhizoprionodon acutus* unterscheidbare Kurvenverläufe. Beide Spezies sind jeweils die am nächsten gelegenen eindeutig separierbaren Taxa. In der Mitte zwischen *Loxodon* und *R. longurio* liegen die Graphen von *Rhizoprionodon porosus* und *Rhizoprionodon terranova*, die einzeln gut gegen alle zuvor genannten Taxa differenziert werden können, gegeneinander aber zu eng und mit zu vielen Kreuzungspunkten verlaufen.

Scoliodon laticauda quert bis auf *Loxodon* und *R. lalandii* alle weiteren Graphen. Die Analyse der unterstützenden Merkmalskomplexe zeigt vor allem für das Verhältnis von Krone-Wurzel und Länge-Breite weit aufgesplittete Einzelgraphen die aber zahlreiche Überschneidungen aufweisen, mit markanter Separierung von *Loxodon*. Bessere Speziesunterscheidungen sind bei der Betrachtung des Merkmals Massivität zu erzielen. Hier ähnelt das Bild jenem des Gesamtkonturverlaufes mit gleicher Reihung der Graphen.

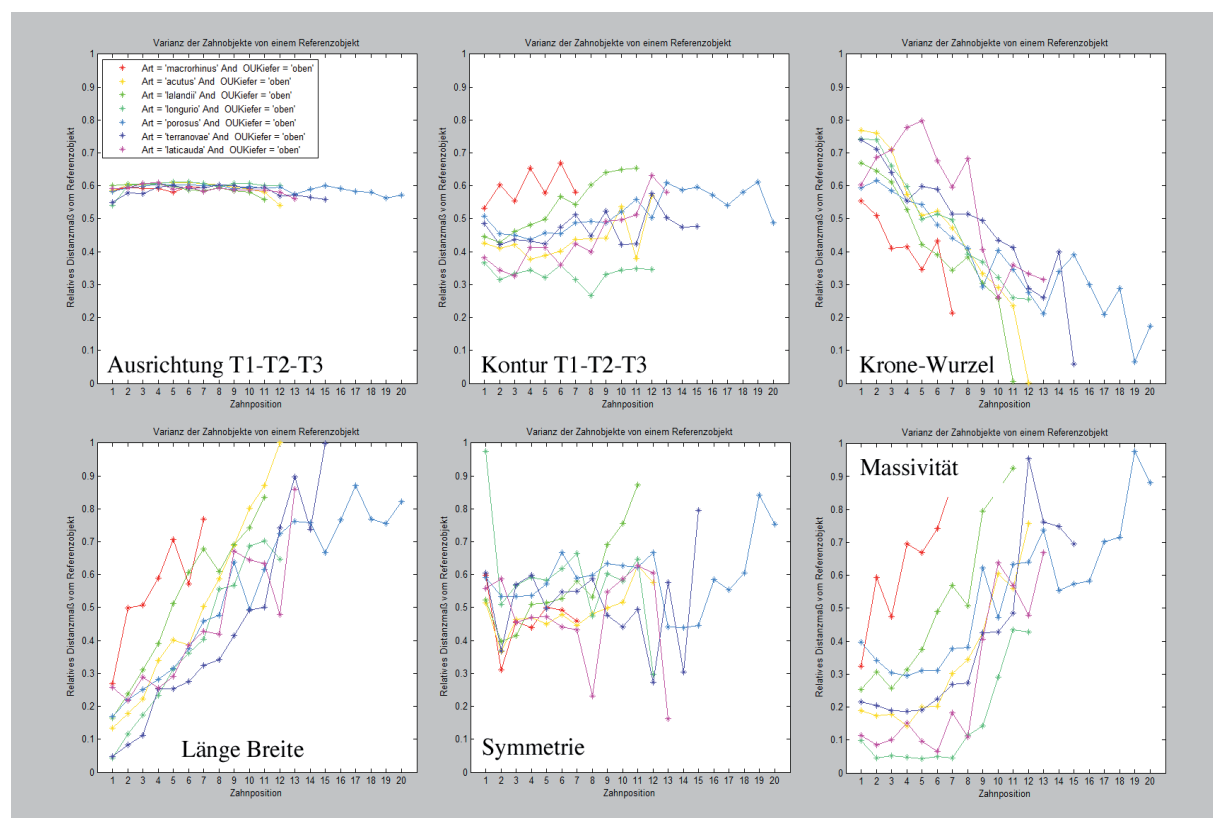


Abb. 97: Detailbewertung der Merkmale der Oberkieferbezahnung der *Rhizoprionodon*-Gruppe



Selektive Merkmalsauswahl und Merkmalskombination der Unterkieferzähne der *Rhizoprionodon*-Gruppe (Abb. 98, 99)

Die Werteverläufe für die Unterkieferbezahnung, zeigen in allen Kombinationen signifikant schlechtere Unterscheidungsmöglichkeiten, als jene für die Oberkieferzähne. Am besten separieren die Spezies bei der Kombination Skelett-Kontur. Diese Merkmalsauswahl separiert am stärksten *Rhizoprionodon longurio*. Als nächste folgt, relativ parallel, der Graph von *Rhizoprionodon acutus* und *Loxodon*. Die anderen Taxa zeigen untereinander zahlreiche Überschneidungen. Die Zuschaltung aller weiteren Merkmale ergibt keine Verbesserung. Erst die Einzelanalyse der Konturverläufe weitet den Wertebereich auf. Für die Konturverläufe T1-T2 und T2-T3 separieren am besten *R. lalandii* und *R. longurio*, dazwischen verläuft relativ geradlinig *R. porosus*, gut gegen die beiden zuvor genannten differenzierbar. Für den Konturverlauf T3-T1 werden stark gezackte und schlechter differenzierbare Graphen gezeichnet. Die Distanzwertverläufe pro Spezies für die Ausrichtungen der Skelettäste jeweils gegen x-Achse und y-Achse erzeugen markante Überschneidungen im lateralen Bereich um die Position 7. Ausgenommen davon bleiben die Graphen von *R. longurio* und *R. lalandii*, die ihrerseits weiterhin gut von einander separiert sind.

Die Analyse der Gesamtausrichtung T1-T2-T3 bezogen auf die Unterkieferbezahnung zeigt das bekannte Bild, lediglich *Scoliodon* zeigt einen Ausreißerwert auf Position 12, ansonsten sind die Graphen bei gegebener Skalierung schlecht zu differenzieren. Das Ergebnis verbessert sich demonstrativ bezogen auf die Distanzwertberechnung des Gesamtkonturverlaufes T1-T2-T3. Hierbei ist alleinig *Rhizoprionodon longurio* von allen anderen Speziesgraphen separiert und somit gegen jede einzelne Art differenzierbar. Die Reihenfolge der nächstgelegenen Graphen bilden: *R. acutus*, *Scoliodon laticauda*, *R. terranova*, *R. porosus*, *R. lalandii*, *Loxodon macrorhinus*. Untereinander gut separiert sind *Rhizoprionodon acutus* gegen *R. terranova*, *R. porosus* und *R. lalandii*. Alle weiteren Spezies zeigen mehrere Überschneidungen ihrer Graphen. Die Einzelmerkmalanalyse für das Verhältnis von Krone-Wurzel ergibt weniger gute Differenzierungsmöglichkeiten.

Gut separiert ist die eng korrelierte Paarung *R. acutus*, *R. longurio* und *R. lalandii* gegen *R. porosus* und *Scoliodon laticauda*. Das Merkmal Länge-Breite separiert am deutlichsten *R. lalandii* gegen alle anderen Taxa. Die beinahe deckungsgleichen *R. acutus* und *Loxodon macrorhinus* sind gut gegen *R. terranova* und *R. porosus* differenziert. Das Merkmal Symmetrie zeigt wieder auffällig gezackte Graphen mit einer Vielzahl an Kreuzungspunkten.



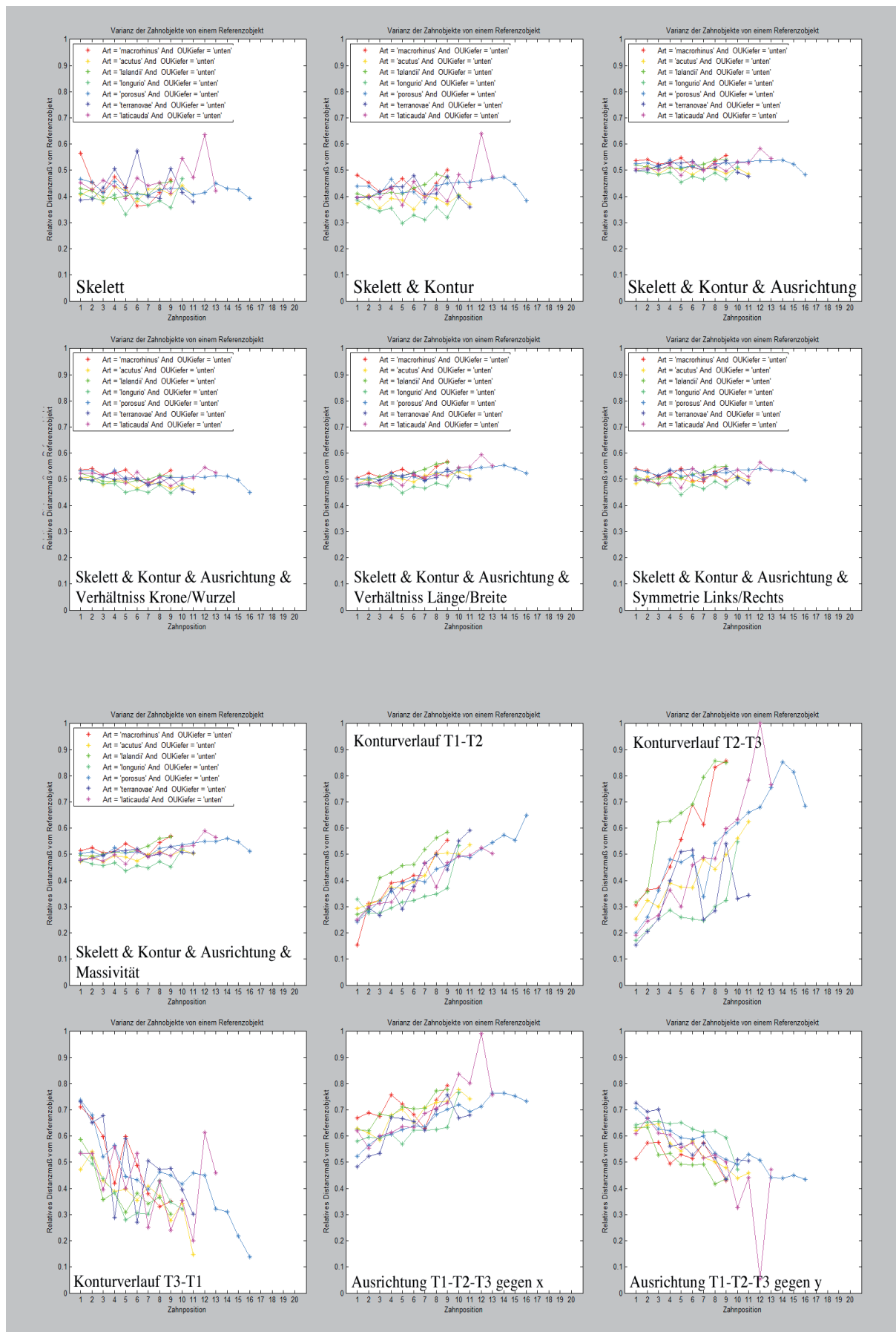


Abb. 98: Datenplots der selektiven Merkmalsauswahl für die Unterkieferbezahnung der *Rhizoprionodon*-Gruppe

Am besten separieren *R. porosus* gegen *R. longurio*, *R. porosus*, *R. lalandii* und *L. macrorhinus*. Gleichmäßige Kurvenverläufe erzeugen die Distanzwerte der Massivität. *Rhizoprionodon longurio* und *Rhizoprionodon lalandii* bilden die beiden äußersten Graphen, die alle anderen, gut differenzierbaren Spezies, einschließen.

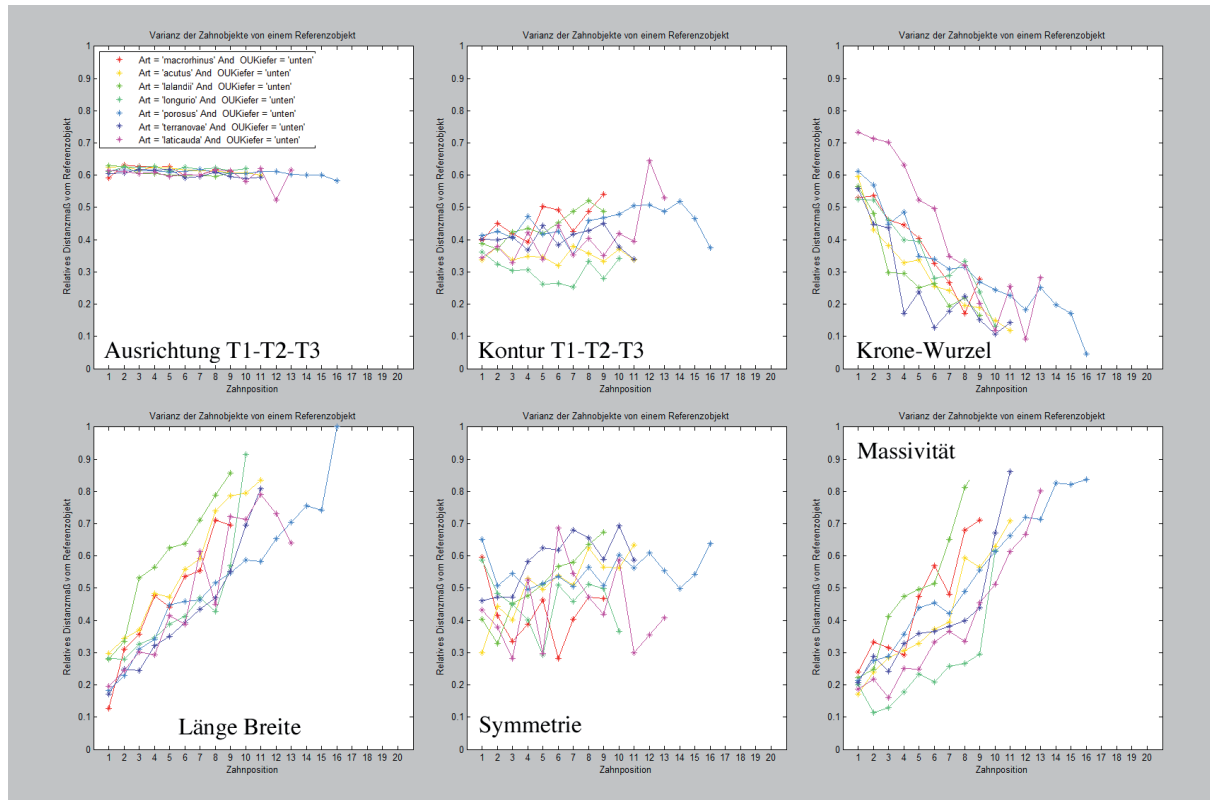


Abb. 99: Detailbewertung der Merkmale der Unterkieferbezaehlung der *Rhizoprionodon*-Gruppe

Test einzelner Spezies der *Rhizoprionodon*-Gruppe (Abb.100, 101)

Die Einzeltests der *Rhizoprionodon*-Gruppe sollten schon anhand der größten Zahl an Einzeldaten pro Spezies, die aussagekräftigsten Ergebnisse liefern. Für *Rhizoprionodon acutus* konnten nur geringe bis keine dignath-heterodonten Tendenzen belegt werden. Die Darstellung aller Individuen in einem Diagramm, verdeutlicht aber auch die ausgeprägte innerartliche Varianz, die eine korrekte und eindeutige Zuordnung von Einzelzähnen unbekannter Herkunft erschweren wird.

Ein ähnliches Bild zeichnete sich für *Rhizoprionodon lalandii* ab, wo sowohl die sexuelle als auch die dignathe Unterscheidung nur eingeschränkt und mit großen Unsicherheiten funktionieren wird.

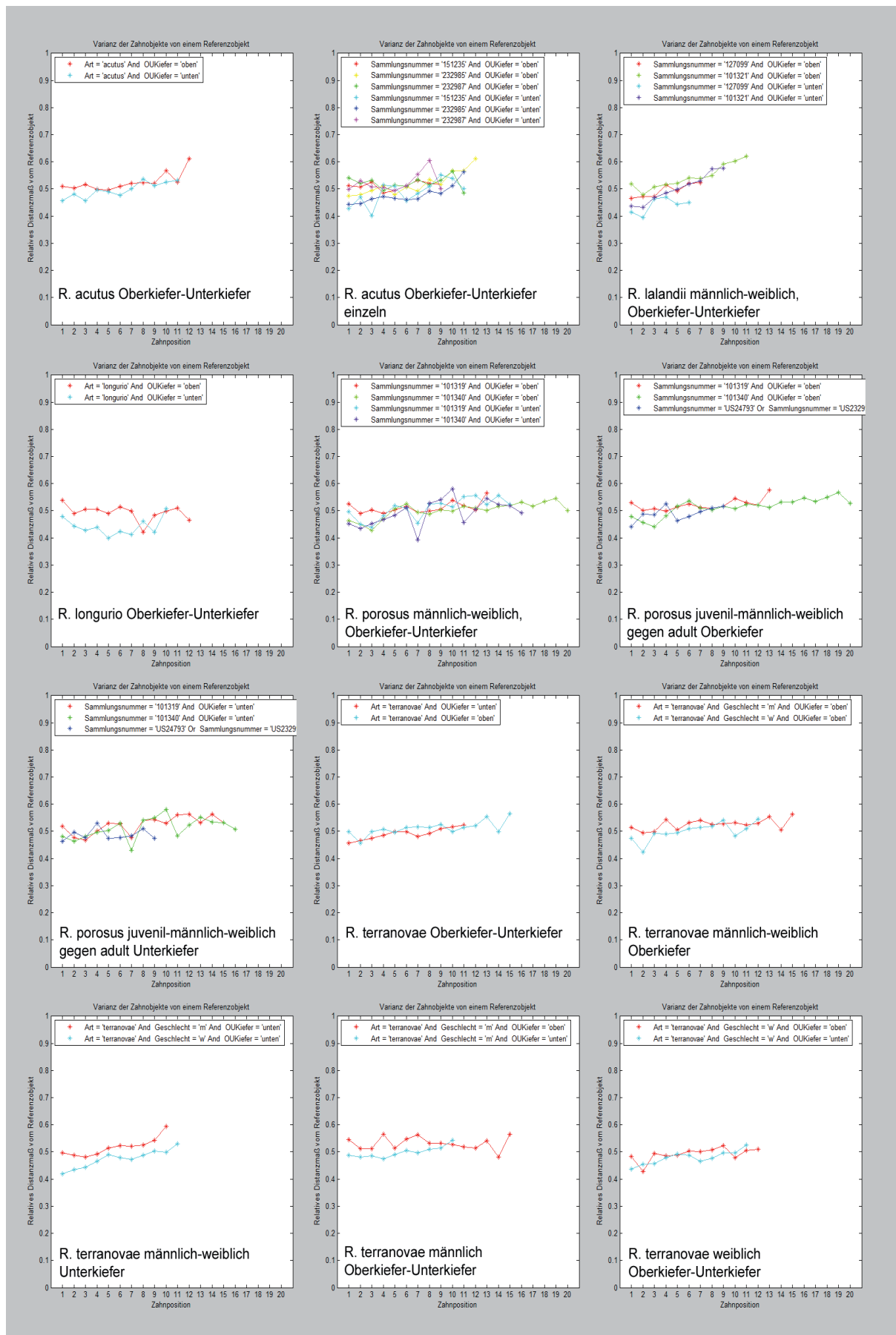


Abb. 100: Einzeltests der Merkmale der *Rhizoprionodon*-Gruppe

Dignathe Heterodontie konnte hingegen für *Rhizoprionodon longurio* belegt werden. *Rhizoprionodon porosus* weist wiederum kaum klar differenzierbare, sexuelle oder dignathe Unterschiede der Zahnmorphologien auf. Alle gewählten Kombinationen erbrachten stets relativ eng beieinander liegende Graphen mit einer Vielzahl an Werteüberschneidungen. Zumal die Graphen zusätzlich recht waagrecht verlaufen und somit zusätzlich die monognathe Heterodontie ziemlich uneindeutig ist. Am besten differieren im Sinne ontogenetischer und sexueller Unterscheidungsmöglichkeiten noch die Zähne des Unterkiefers, ein Bild, dass sich so auch auf *Rhizoprionodon terranova* übertragen lässt.

Loxodon macrorhinus zeigt zunächst gut unterscheidbare Zahnmorphologien zwischen Ober- und Unterkiefer und zwischen männlichen und weiblichen Individuen, die Bandbreite der innerartlichen Variabilität ist somit aber auch recht hoch. Die Kieferbezahnung von *Scoliodon* hingegen weist kaum wahrnehmbare dignathe Unterschiede auf. Die Werte für die Oberkieferbezahnung entsprechen weitestgehend jenen des Unterkiefers.

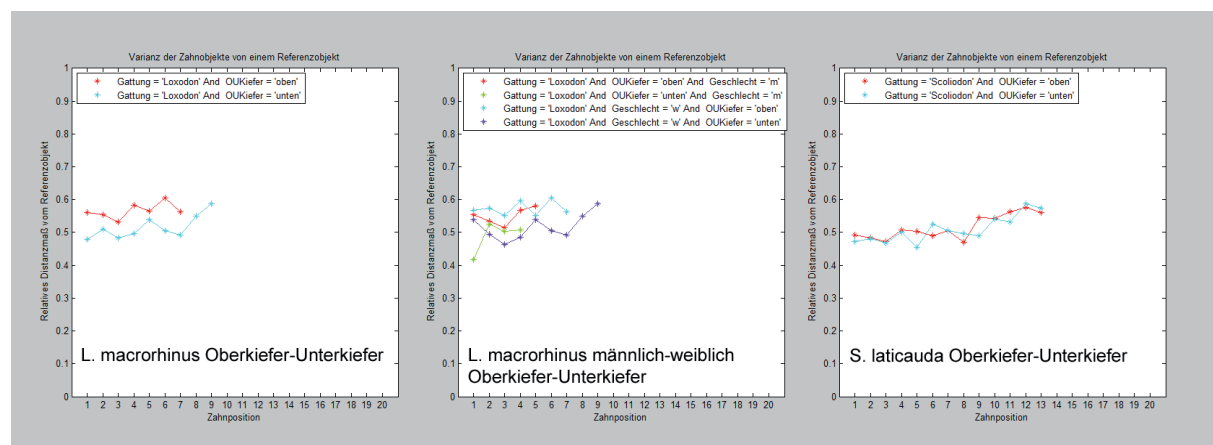


Abb. 101: Einzeltests der Merkmale von *Scoliodon* und *Loxodon*

1.3. Zusammenfassung der Ergebnisse aus der morphometrischen Großgruppenanalyse

Die Analysen des vergangenen Kapitels zeigen eindrucklich, dass die neu entwickelte Methode der rechnergestützten, automatisierten algorithmischen Morphometrie die völlig autonome Unterscheidung der einzelnen Spezies in den meisten Fällen möglich macht. Das Programm ist in der Lage feine morphologischen Unterschiede zu erkennen und zu visualisieren. Die gestaffelte Merkmalsauswahl und anschließende Auswertung der Distanzwerte durch den Wissenschaftler, gibt in jedem Fall eine deutliche Richtung zur taxonomischen Klassifikation vor. Es wird aber ebenso ersichtlich, wie stark innerartliche Variationen und auch Formüberschneidungen zwischen Zähnen unterschiedlichster Kieferpositionen und verschiedenster Arten sein können. Hier wird es vor allem für den Paläontologen schwierig, zwei vollkommen artfremde fossile Zähne gegeneinander abzugrenzen, deren äußere morphologischen Attribute kaum Differenzierungspotential besitzen. Die fossilen Belege müssen ohne Kenntnis der Kieferposition, des Geschlechtes oder des Alters klassifiziert werden und bei unzureichend stichhaltigen Attributen zur Artunterscheidung, ist eine taxonomische Bestimmung bis auf Artniveau praktisch unmöglich. Überraschenderweise zeigten aber die Einzelfallbetrachtungen mit verschiedensten Kombinationsmöglichkeiten der Merkmalskomplexe, bei Zähnen mit relativ ähnlicher äußerer Form, recht diffizile morphologische Abgrenzungsbereiche. Besonders deutlich wurde dies bei der Großgruppe um *Rhizoprionodon*, wo allein anhand der sich sehr stark morphologisch gleichenden Zähne, eine Positions- und Artunterscheidung kompliziert sein dürfte. Die Betrachtung der Einzelmerkmale ergab überraschender Weise aber doch verwertbare Ergebnisse. Die computergestützte Formanalyse ist demnach in der Lage kleinste Differenzen zu detektieren und diese entsprechend graphisch aufzubereiten. Das Analyseprogramm zur automatisierten algorithmischen Morphometrie legt dem Wissenschaftler ein wirkungsvolles Instrument in die Hand, um nach objektiven Kriterien, alle Zähne carcharhinider Haie, bezüglich ihrer generischen Zuordnungsfähigkeit, morphologisch bewerten zu können.



2. AAM-Klassifikation rezenter Carcharhinidenzähne

Ziel der vorliegenden Arbeit war es immer, einzelne Zähne mittels automatisierter algorithmischer Morphometrie in den jeweiligen Formverwandtschaftskreis einzuordnen, der ihrer äußeren Gestalt entspricht. Dazu wird der Distanzwert eines zu untersuchenden Zahnes mit den Distanzwerten aller Datenbankeinträge verglichen und der Grad der Übereinkunft absteigend aufgelistet. Je geringer die Distanzwerte sind, desto größer ist die morphologische Verwandtschaft der Zähne.

Die AAM-Berechnungen erstellen hierbei eine Ranking-Liste jener Zähne, deren Distanzwerte nach Berechnung durch die AAM dem Distanzwert des zu untersuchenden Zahnes am nächsten kommen. Die maximale Übereinstimmung ergibt sich bei einem Distanzwert von 0. Auf diese Weise lassen sich Informationen zu Zahnstellung, Art und eventuell auch zu Geschlecht und biologischem Alter des fossilen Zahnes ableiten, oder aber, im Falle starker Überschneidungsbereiche, die Grenzen taxonomischer Klassifikation anhand der morphologischen Zahnmerkmale aufzeigen. Theoretisch ist es möglich, dass Einzelmerkmale, die separat betrachtet zwei Spezies sehr gut von einander differenzieren, in Kombination ihr Differenzierungspotential aber regelrecht neutralisieren. Daher muss im Auswerteteil der AAM die Möglichkeit bestehen, auf solche Situationen zu reagieren. Diesem, durch die äußerst komplexe Merkmalskombination auftretenden Effekt, wurde begegnet, indem zusammen mit den reinen Zahlenwerten auch immer die in der Datenbank hinterlegten Abbildungen dargestellt werden (Abb. 102 oben).

Zusätzlich werden ebenso die Berechnungen der einzelnen Merkmalskomplexe bzw. deren graphische Darstellung, in einzelnen Fenstern ausgegeben. Somit können fehlerhafte Zuordnungen gleich im Entstehungsprozeß detektiert und entsprechend interpretiert werden.

Die AAM, deren Benutzeroberfläche und sämtliche Ausgabefenster wurden eigens im Rahmen dieser Arbeit als MathLab-Anwendung programmiert. Die Programmierung erfolgte in Zusammenarbeit mit dem Medieninformatiker M.sC. R. BOSE im Rahmen einer Masterarbeit, die vom Autor der vorliegenden Dissertation betreut wurde. Die für diese Anwendung entwickelte Datenbank wurde in offener aber redundanter Form programmiert, so dass auch zukünftig beständig weitere Daten eingearbeitet werden können, und somit die statistische Aussagekraft kontinuierlich erhöht werden kann.



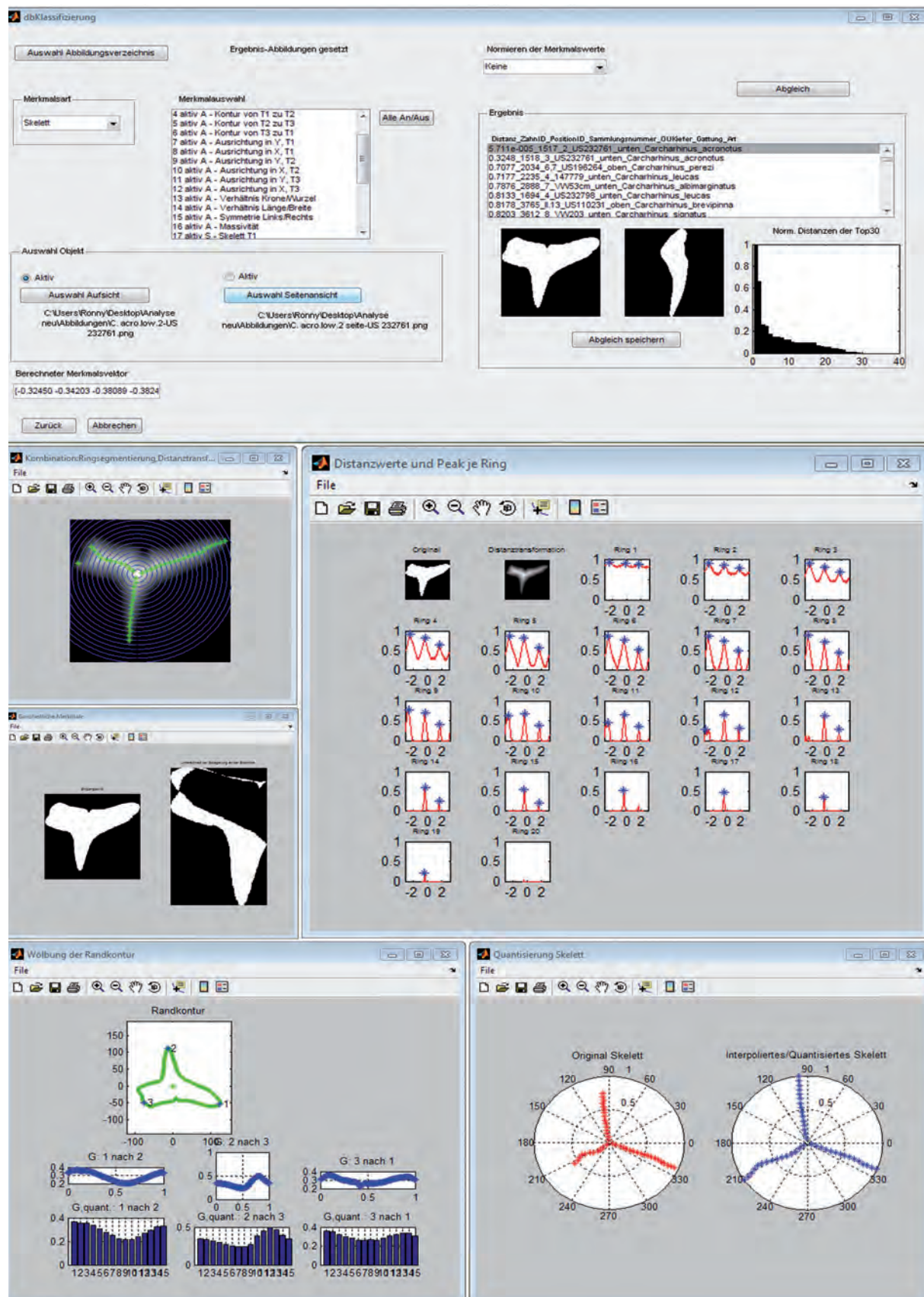


Abb. 102: AAM- Klassifikation. Oben: Eingabe- Ausgabemaslke, Wahlmöglichkeit Merkmalskombi- nation, Aufsicht und Lateralansicht des zu testenden Zahnes. Ausgabe von Rankingliste und Distanz- wert. Darunter: Ausgabefenster für berechnete Merkmale (Siehe auch Abb. 49 Seite 184)

2.1. Auswertung der AAM-Klassifikation rezenter Carcharhinidenzähne

Der Test einzelner Zähne der Datenbank erlaubte eine Einschätzung inwieweit die morphometrische Klassifizierung verwertbare Ergebnisse liefert, da diese Zähne, bis auf wenige Ausnahmen, aus kompletten Kiefern stammen und somit der morphologische Bezug zu den benachbarten Zähnen vorhanden ist. Außerdem erlaubt die Vielfalt, der in der Datenbank enthaltenen Individuen, einen Einblick in die innerartliche Varianz auf der einen Seite und auf die Ausbildung homologer Morphologien zwischen den Arten auf der anderen Seite, da sie immer alle in der Datenbank enthaltenen Zähne mit dem Testzahn vergleicht und das Ranking ausschließlich durch die aus den morphologischen Attributen berechneten Distanzwerten bestimmt wird. Auf diese Weise wird auf einen Blick ersichtlich, ob beispielsweise ein Anterolateralzahn des Oberkiefers von Spezies A ähnliche Attribute aufweist wie ein Posterolateralzahn des Unterkiefers von Spezies B. Tabelle 2 gibt den prozentualen Anteil korrekt zugeordneter Zähne für Ober- und Unterkiefer separat an. Die Klassifikationsergebnisse aller in der AAM-Datenbank enthaltenen Zähne sind in Tabelle 3 dargestellt. Die Auswertung der AAM-Klassifikation erfolgt einzeln, für jede der in der Datenbank vorhandenen Spezies. Dabei ist anzumerken, dass bei der individuellen Speziesauswertung die vorderen Rankingpositionen 2-10 mit betrachtet wurden. Somit ergibt sich eine etwas andere Einschätzung als bei der alleinigen Betrachtung der reinen Absolutwerte aus Tabelle 1. Position 1 des Rankings entspricht dem Distanzwert des getesteten Zahnes, da dieser auch in der Datenbank enthalten ist und folglich als am passendsten klassifiziert wird.

Spezies	C. albimarginatus	C. amboinensis	C. galapagensis	C. leucas	C. longimanus	C. obscurus	C. plumbeus	C. amblyrhynchos	C. catus	C. fitzroyensis	
Anzahl Zähne Unter-/ Oberkiefer	14 / 15	12 / 13	13 / 16	122 / 112	48 / 59	47 / 75	18 / 18	15 / 14	8 / 7	7 / 8	
Anteil korrekt in % Unter-/ Oberkiefer	21 / 53	45 / 77	23 / 37,5	66 / 64	57 / 52,5	88 / 76	22 / 22	64 / 57	87,5 / 71	86 / 37,5	
	C. hemiodon	C. leiodon	C. macloti	C. perezi	C. signatus	C. borneensis	C. dussumieri	C. sealei	C. sorrah	C. acronotus	
Anzahl Zähne Unter-/ Oberkiefer	15 / 16	17 / 18	14 / 16	17 / 27	52 / 66	11 / 12	23 / 25	15 / 18	13 / 13	33 / 32	
Anteil korrekt in % Unter-/ Oberkiefer	47 / 50	41 / 39	50 / 50	23,5 / 37	36,5 / 58	18 / 17	24 / 40	13 / 44	15 / 31	44 / 44	
	C. altimus	C. falciformis	C. brachyurus	C. melanopterus	C. porosus	C. tilstoni	C. wheeleri	C. amblyrhynchoides	C. brevipinna	C. isodon	
Anzahl Zähne Unter-/ Oberkiefer	15 / 16	49 / 71	15 / 16	13 / 15	13 / 13	16 / 18	11 / 12	17 / 17	31 / 56	40 / 39	
Anteil korrekt in % Unter-/ Oberkiefer	53 / 19	35 / 35	47 / 56	23 / 20	39 / 23	31 / 17	18 / 8	59 / 18	52 / 50	53 / 44	
	limbatus	Nega. brevirostris	Galeo. cuvier	Prionace glauca	Lox. macrorhinus	Rh. acutus	Rh. lalandii	Rh. longurio	Rh. porosus	Rh. terrenovae	Scol. laticauda
Anzahl Zähne Unter-/ Oberkiefer	16 / 18	19 / 29	16 / 11 / 23	13 / 15	14 / 14	34 / 32	31 / 29	10 / 13	50 / 57	35 / 40	15 / 14
Anteil korrekt in % Unter-/ Oberkiefer	31 / 61	42 / 76	77 / 81 / 87	23 / 60	14 / 29	38 / 56	68 / 65,5	40 / 54	60 / 46	29 / 42,5	67 / 79

Tabelle 2: Anteil korrekt zugeordneter Zähne aller Spezies für Oberkiefer und Unterkiefer in Prozent, mit Angabe der Gesamtzahl untersuchter Zähne für Oberkiefer und Unterkiefer. Für *Galeocерdo cuvier* zusätzliche Angabe der dignath undifferenzierten Zähne (grün).

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus acronotus* (Abb. 103/104)

Die beste Zuordnung zeigt sich für Oberkieferzähne der Positionen 4 bis 7, wo die Zähne der direkten Nachbarschaft die geringsten Distanzwertunterschiede aufzeigten. Das bedeutet, dass ein Testzahn der Oberkieferposition 5, die geringsten Distanzwertunterschiede zu artgleichen Zähnen aus der direkten Peripherie dieses Zahnes aufweist, also zu Zähnen der Positionen 4/6 und 3/7. Die Spezies mit den geringsten Distanzwertunterschieden zu *Carcharhinus acronotus* sind *C. altimus* und *C. signatus*. In anterioren und posterioren Positionen besitzen hingegen eine ganze Reihe von Spezies ähnlich gebaute Zähne in den verschiedensten Positionen. Ganz ähnlich verhält sich die Situation bei der Unterkieferbezahnung, wobei vor allem posteriore Zähne kaum artspezifische Attribute aufweisen und darüber hinaus zusätzlich enorme innerartliche Varianzen bestehen. Starke Gemeinsamkeiten besitzen die Unterkieferzähne zu Zähnen vergleichbarer Position von *C. leucas*.

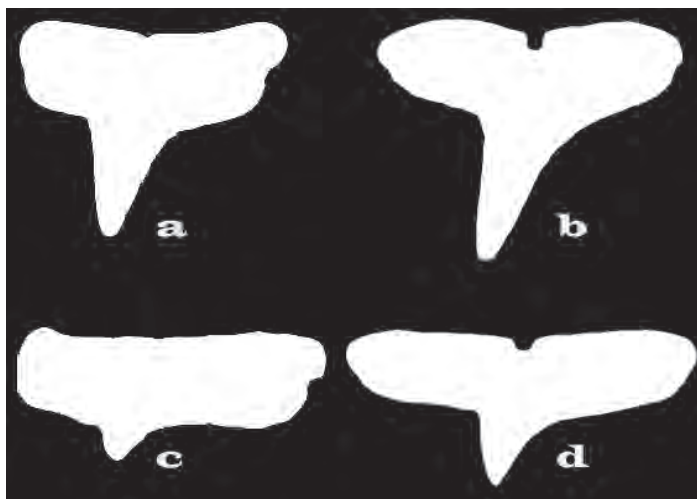


Abb. 103: Innerartliche Varianz bei Unterkieferzähnen von *Carcharhinus acronotus*: a/c - Anterior/Posteriorzahn Spezies US232737; b/d - Anterior/Posteriorzahn Spezies VW m 190

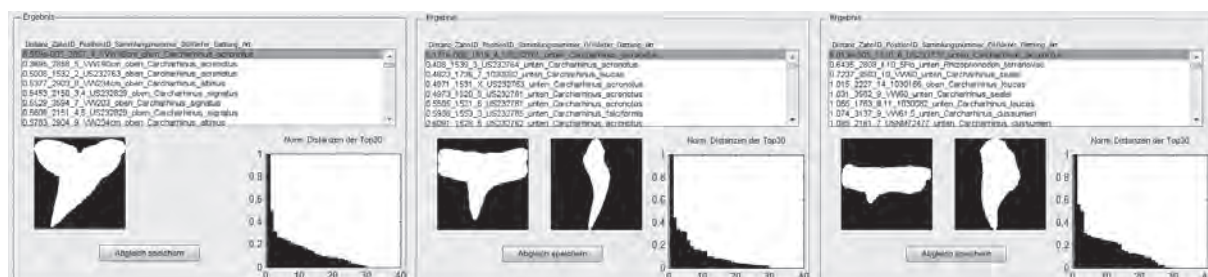


Abb. 104: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus acronotus*. Oberkiefer, anterior-lateral-posterior (v.l.n.r.)

	albi	ambo	galap	leuca	longi	obsc	plum	ambl	caut	fitz	hem	leio	mac	perez	sign	born	duss	seal	sorra	acro
albi	3 7			1 1	3 5	1					1									
ambo		5 1	1 4	5						1			1							
galap		2	3 6	2	1		2					1								1
leuca	1 2	1 5	1	79 70	3 14	1 6	2	3			3			3 1	3 1					3
longi	1 4		1	2 12	36 31	2 5	2 1				2	1		1	2 1					
obsc	1		1	3 4	1 6	28 57	2	1					2	1	1		1			
plum			3	2	2	2 4	4 4	1					1							1
ambl				1 2			1	9 8						1						1
caut									7 5					1	1		1			
fitz		1								6 3									1	
hem	1			1	1						7 8		1 2	1 1						
leio		1	2 1		2 1			1		1		7 7	1	1 1	1 1					
mac						1	1				2 1	1	7 8	1	1 1					
perez				2	2			1	1		2	1	1	4 10	2					3
sign				9 2	1 1	1 1	2		1 1	1		4	2	1 1	19 38	3	1 3		1	2
born				2 1		1 1						1			2	2 2	1		1	1
duss				1	1	3				2				1	4 2		6 10	2	1	2 1
seal			1	1											1		6 3	2 8		1
sorra							1								1				2 4	1 1
acro	1			1		2 1					1			2	1	1 1	2	1 1	1 2	14 14
alti	2			1 4	2	1							2	1 1	1					1
falci	1	2	1 1	6 14	2 1	7 6					1 1			1	5	2	2			2 1
brac		1		1		1	1			1			2	2 2						
mela				1 2		1					1 1		1	1 2		1		1		1
poro			1					1 1		1	1	1		2 1		1		1 1		
tilst		1	1	3	1	1						1	1	2	1 1			1		
whee							1								1	1			4 4	
ambl	1	2	1	1	2	1						1	2		1				1	
brevi	1	1	1	3 2	3 1	1	1 2				1			1	2	1				
iso	1		1 2	1 3	1 4	2	3	1				1	1				1			
limb					1							1					1			
Neg		1		1	2 1								1		3 1			1		1
Gale				1 1	1	1									1		1	1	1	
Prio			2	2			1 1								1					
Lox		1			1	1									1					
Rh.ac				1					1					1 1	1 1				1	1 3
Rh.la																		1 1		1
Rh.lo						1												2	1	
Rh.p				3 1	1	1 3					1 1				1	1		1	2	1
Rh.te			1	5 2											1 3		3	1 1	1	2 4
Scoli				4 4		1	1								11 11					

Tabelle 3: Klassifikationsergebnisse aller in der AAM-Datenbank enthaltenen Zähne. Berücksichtigt wurden ausschließlich die berechneten Distanzwerte der lingualen Aufsicht, da nicht für alle Zähne Lateraltaufnahmen zur Verfügung standen. Spalte 1: Auflistung der Spezies, geordnet nach morphologischen Großgruppen (Kästchen je Gruppe farblich hinterlegt). In den Zeilen erfolgt die Abtragung der Klassifikationsergebnisse pro Spezies. Eingetragen wird der Zahn der zweiten Position der Rankingliste, da der zu untersuchende Zahn immer den ersten Platz der Rankingliste einnimmt. Dieser zweite Eintrag weist den geringsten Distanzwertunterschied zum untersuchten Zahn auf und besitzt somit die engste morphologische Verwandtschaft. Ausreißer- und Fehlerwer-

	alti	falci	brac	mela	poro	tilst	whee	ambl	brevi	iso	limb	Neg	Gale	Prio	Lox	Rh.ac	Rh.la	Rh.lo	Rh.p	Rh.te	Scoli
		2 1		1					1	1										1	
		1	1			1		1	1 1			1									
	2 1	2 1			1				1	2 1											
	2	5 8	3	1 1		1 2			3	2		1				1			1	1	
	2 1	2 2	1						5		1	1			1			1	1		
		2	1	1		1			2 1				1		1				1 1	1	
	1 2			1 1				1	4	1											1
	1				1 1	1	1	1													
			1		1	1												1			
		2	1 1	1 1					1												1
		1 1				1	1	1			2										
	1				1	2		1													1
		1	2 2	1 1	1	2	1	1	1			1									1
	1 3	1 3				1			5			1 1	1	1					1 1	1 1	1
		2		1	1				2									1		1	
		1 4							1	1		1	1				1		2	2	
		1		1								1			1	1	1	2	1	1	
	1	1			1	1	2	2		1						2			2	1 1	1
	1	5 1		2		1		1	1		1	1				2			1	1 1	
	8 3	3								1											
	2	17 25			1	1			6	1	1	1							1 4	2 1	1
		1	7 9	1		2															
				3 3	2	4 1	1	1													
	1		1	1 1	5 3		1							1							
			3	2 1		5 2			1 2	1	3										
	1	1		2			2 1	1		3	1										
	1			1			2	10 3	1		1 1	1									
		2 6	1			2		1	16 28	6		3									1
		1 1		1 1		1 2	2	1	2 2	21 17	2	1							1		1
		1				4	2	1 1	1	4 1	5 1 1										
		1 1						1				8 22				1		1		1	
												1	20 9 20		2				1		
		1 1		1	1		1		1		3	1		3 9							
													1		2 4	1	1 1		8 5	1	
							1					1			1	13 18	4 1	4 1	2 2	5 1	1
										1						5 2	21 19	1	2 6		
																3 3	1	4 7	1		
		1										1	1		5	2 3	7 8	1	30 26	1 3	1
		2										1		1	1	3 4	2 1		3 5	10 17	1
	1	1 5													1	1	1		1	1	10 1 23

te, bedingt durch pathologische Verformung oder fehlende Attribute, wurden nicht berücksichtigt. In diesen Ausnahmefällen wurden die dritten Treffer eingetragen. Es erfolgte eine farbliche Unterscheidung von Oberkiefer- (rot) und Unterkieferbezahnung (schwarz). Die Unterkieferzähne von *C. albimarginatus* wurden demnach 3 x korrekt *C. albimarginatus* und inkorrekt 1 x *C. leucas*, 3 x *C. longimanus*, 1 x *C. obscurus*, 2 x *C. falciformis* und jeweils 1 x *C. melanopterus*, *C. brevipinna* und *C. isodon* zugeordnet. Für *Galeocerdo cuvier* wurden die Zuordnungen für Zähne unbekannter Ober-/Unterkieferposition blau markiert. Das fragwürdige Individuum von *Scoliodon laticauda* mit der Slg. Nr. US110225 wurde grün (Unterkiefer) bzw. türkisblau (Oberkiefer) markiert.

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus albimarginatus* (Abb. 105)

Eine sehr gute Zuordnung erfahren Zähne der Oberkieferpositionen 3 bis 8. Überschneidungen existieren besonders mit Zähnen ähnlicher Positionen von *C. longimanus*, untergeordnet zu den anderen Vertretern der *Leucas*-Gruppe wie *C. leucas* und *C. obscurus*. Posteriore Oberkieferzähne dieser vier Spezies sind kaum morphologisch unterscheidbar. Symphysenzähne und Anteriorzähne sind nicht zuzuordnen. Bei den Unterkieferzähnen ist innerartlich eine recht gute Zuordnung zu direkten Nachbarzähnen festzustellen. Klare Übereinstimmungen gibt es aber zu den Unterkieferzähnen von *C. longimanus* und auch zu *C. altimus*. Hier ist eine eindeutige Abgrenzung nicht möglich. Posteriorzähne sind per se nicht eindeutig zuzuordnen.

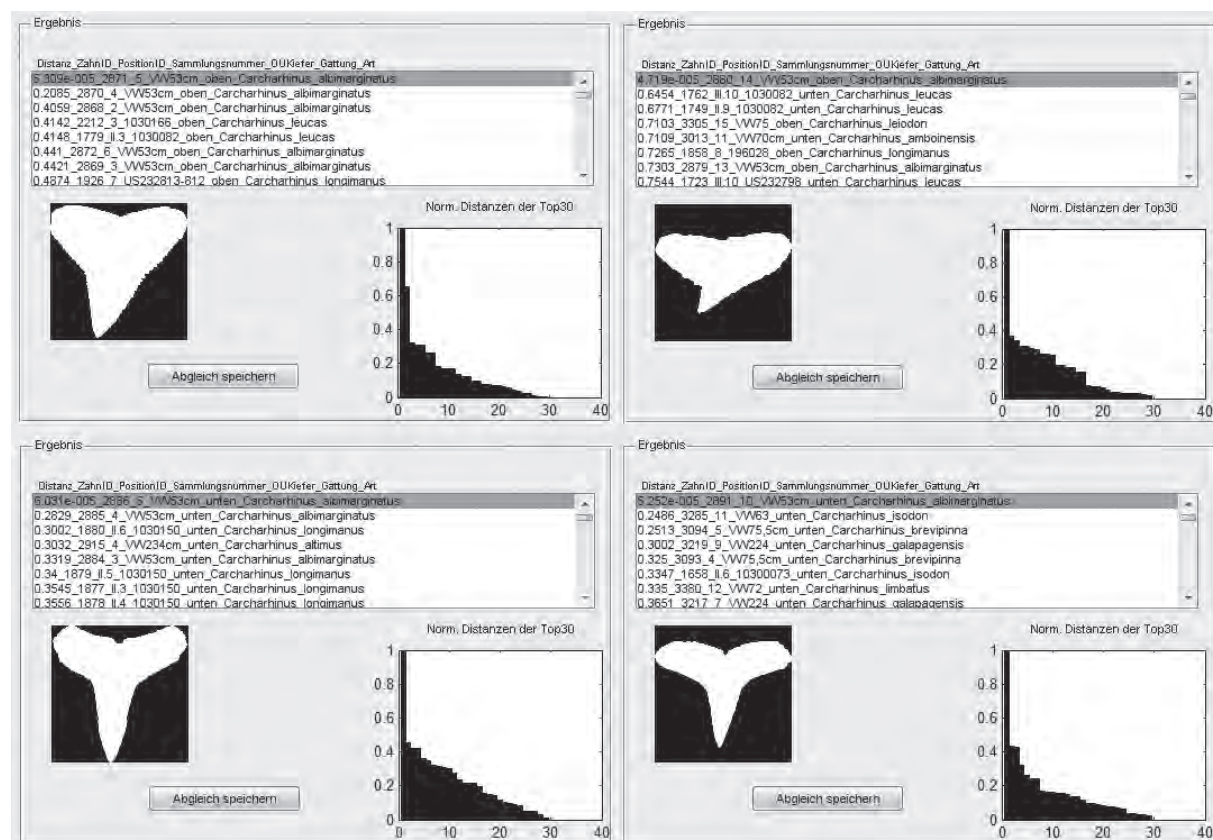


Abb. 105: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus albimarginatus*. Oberkiefer, lateral-posterior (oben v.l.n.r.); Unterkiefer, lateral-posterior (unten v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus altimus* (Abb. 106)

Die Oberkieferzähne der zentralen Positionen zeigen nicht ausreichend artspezifische Attribute, deren Klassifizierung ist recht diffus. Somit sind lediglich 16 Prozent der Oberkieferzähne korrekt klassifiziert worden. Die Posteriorzähne teilen ihre morphologischen Merkmale mit denen von *C. leucas* und *C. longi-*

manus, zusätzlich, aber etwas untergeordnet, mit *C. plumbeus*. Die anterioren Positionen sehen zusätzlich *C. signatus* und *C. falciformis* in vorderen Positionen gerankt. Die lateralen Unterkieferzähne teilen ihre morphologischen Attribute mit *C. perezi* und *C. longimanus*, sind aber ansonsten gut klassifiziert worden. Immerhin gut die Hälfte der Unterkieferzähne wurden korrekt zugeordnet. Anteriorzähne werden hingegen gut speziesspezifisch zugeordnet. Formverwandtschaft besteht dort zusätzlich zu Zähnen von *C. plumbeus*, *C. galapagensis*, *C. amblyrhynchoides* und *C. amblyrhynchos*, ebenfalls anteriorer Stellung. Posteriore Unterkieferzähne werden diffus zugeordnet, am häufigsten besteht morphologische Verwandtschaft zu *C. macloiti*.

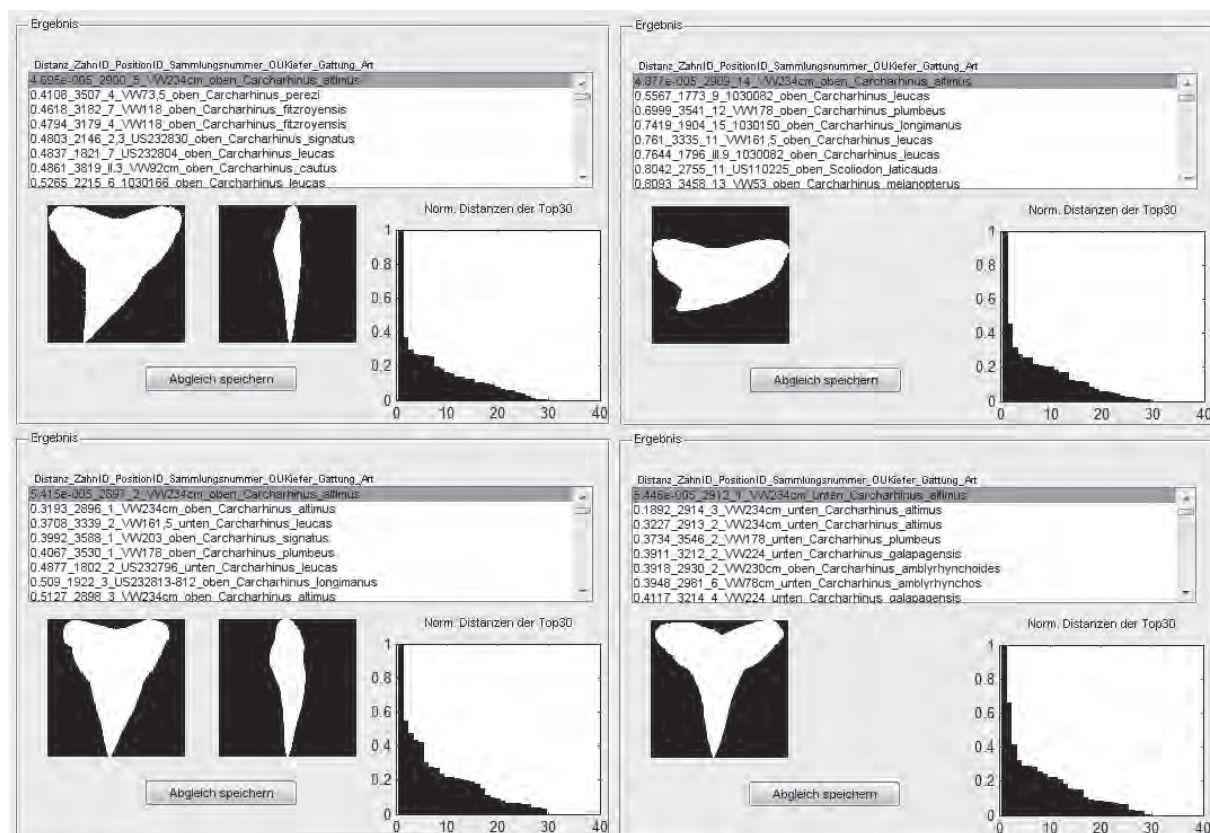


Abb. 106: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus altimus*. Oberkiefer, lateral-posterior (oben v.l.n.r.); Unterkiefer, lateral-posterior (unten v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus amblyrhynchoides* (Abb. 107)

Die Oberkieferbezahnung weist morphologische Überschneidungen unter anderem zwischen Oberkieferzähnen von *C. isodon*, *C. macloiti*, *C. limbatus*, *C. fitzroyensis* und *C. brevipinna* sowie Unterkieferzähnen von *C. longimanus*, *C. wheeleri*, *C. altimus*, *C. amboinensis* und *C. leucas* auf. Speziell posteriore Oberkieferzähne ähneln *C. amboinensis*, jene der Symphyse sehr oft *C. obscurus* und *C. amboinensis*. Hier ist eine Verwechslung nicht auszuschließen. Die Zähne des Unterkiefers von *Carcharhinus amblyrhynchoides* weisen eigentlich nur geringwertige artspezifische Attribute auf, obwohl die direkten vier Nachbarpositionen

vordere Plätze der Rankingliste einnehmen. Ähnlichkeiten bestehen zu Unterkieferzähnen von *C. longimanus* und *C. galapagensis*.



Abb. 107: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus amblyrhynchoides*. Oberkiefer, anterior-lateral-posterior (oben v.l.n.r.); Unterkiefer, anterior-lateral-posterior (unten v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus amblyrhynchoides* (Abb. 108)

Die Zähne lateraler und posterolateraler Stellung werden im Ober- und Unterkiefer gut der direkten Nachbarschaftsstellung zugeordnet. Ähnlichkeiten bestehen zu *C. altimus* und *C. porosus*. Anteriorzähne sind wesentlich schlechter klassifiziert und weisen Überschneidungen mit *C. plumbeus*, *C. porosus*, *C. leucas*, *C. wheeleri* und *C. altimus* auf.

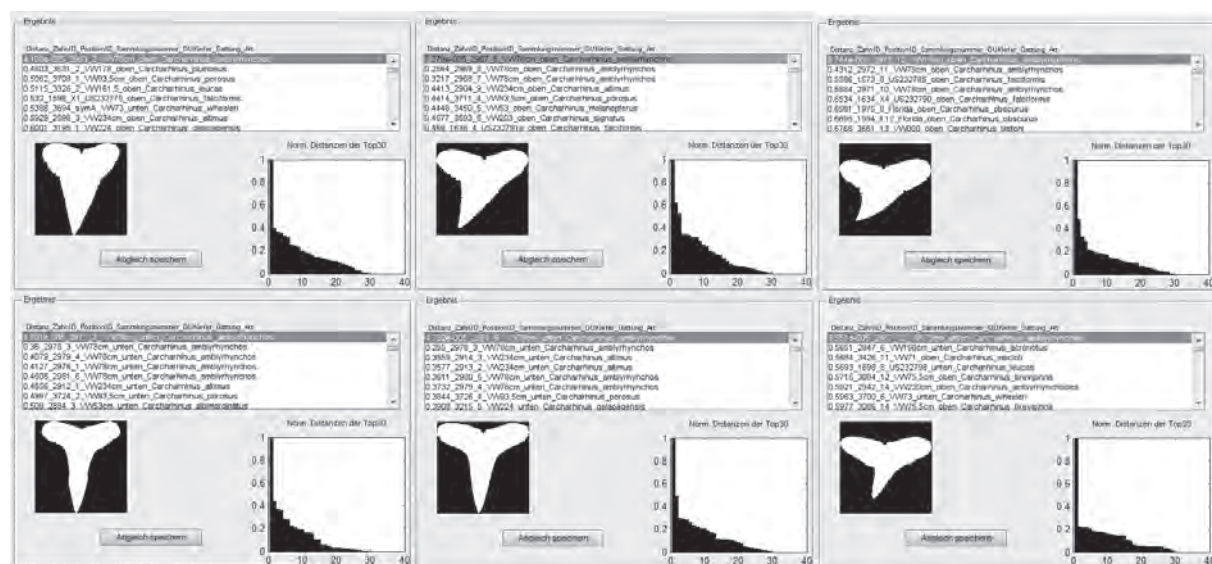
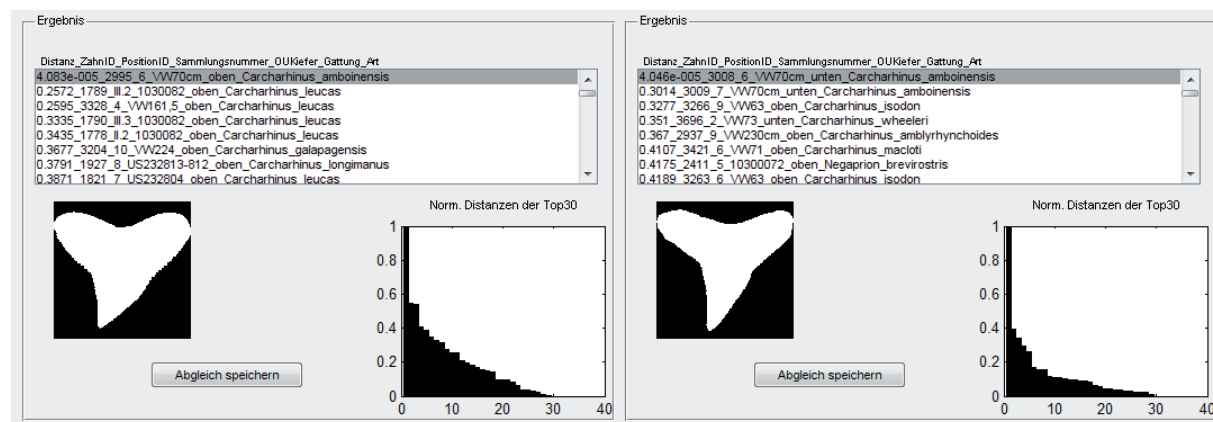


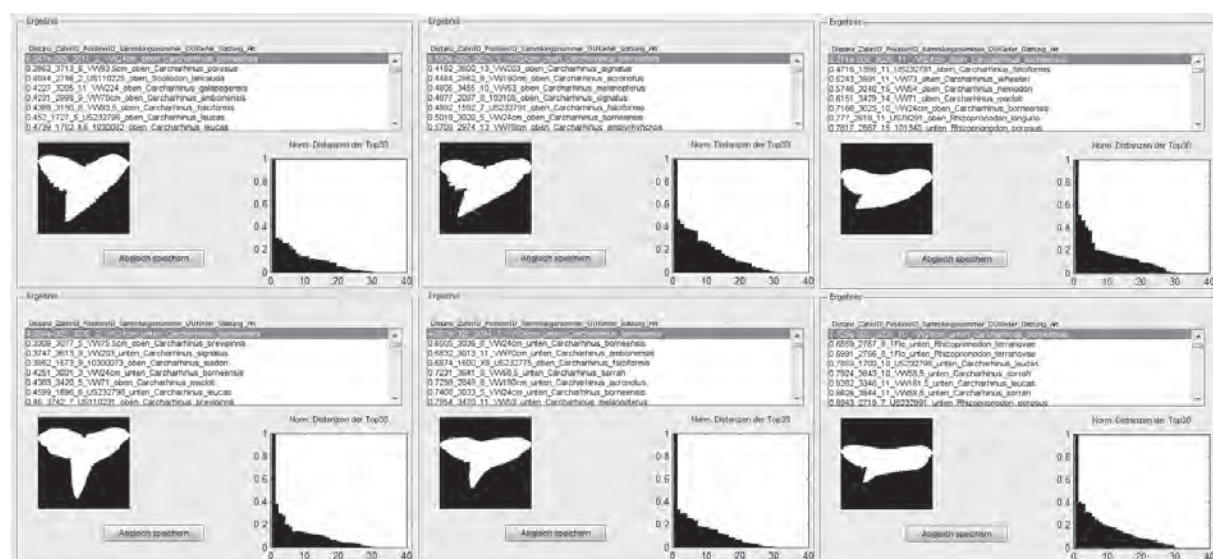
Abb. 108: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus amblyrhynchoides*. Oberkiefer, anterior-lateral-posterior (oben v.l.n.r.); Unterkiefer, anterior-lateral-posterior (unten v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus amboinensis* (Abb. 109)

Laterale Oberkieferzähne von *C. amboinensis* zeigen die gleichen morphologischen Eigenschaften wie Anterolateralzähne von *C. leucas* und *C. galapagensis*, sie sind leicht mit diesen zu verwechseln. Posteriorzähne hingegen gleichen posterolateralen Zähnen von *C. leucas*. Die Unterkieferbezaehlung ist etwas schlechter klassifiziert, wurden aber zu 45 Prozent korrekt zugeordnet.

Abb. 109: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus amboinensis*. Oberkiefer, lateral-posterior (v.l.n.r.)Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus borneensis* (Abb. 110)

Die recht typischen Zähne von *C. borneensis* konnten überraschender Weise nicht eindeutig von der AAM klassifiziert werden.

Abb. 110: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus borneensis*. Oberkiefer, anterior-lateral-posterior (oben v.l.n.r.); Unterkiefer, anterior-lateral-posterior (unten v.l.n.r.)

Offensichtlich werden die charakteristischen Schneidekanten bei der Distanzwertberechnung unterdrückt und die restlichen Attribute überwiegen den Gesamtwert. Die alleinige Betrachtung der Konturverläufe zeigt ähnliche Eigenschaften bei Anteriorzähnen von *C. borneensis* und Posteriorzähnen von *C. falciformis*. Die anterioren Unterkieferzähne sind leicht mit lateralen Unterkieferzähnen von *C. leucas* zu verwechseln, posteriore hingegen gleichen posterioren Unterkieferzähnen von *Rhizoprionodon terranova*, *Rh. porosus* und *C. sorrah* bzw. *C. leucas*.

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus brachyurus* (Abb. 111)

Die Oberkieferzähne dieser Art teilen ihre morphologischen Merkmale mit einer ganzen Reihe anderer Spezies, etwa *C. falciformis*, *C. melanopterus*, *C. porosus*, *C. hemiodon* und viele mehr. Die Artspezifität ist hier besonders gering ausgeprägt und Verwechslungen mit anderen Arten stets möglich. Unterkieferzähne zeigen schon bessere morphologische Eigenständigkeit, können aber beispielsweise mit *C. macroti* verwechselt werden.

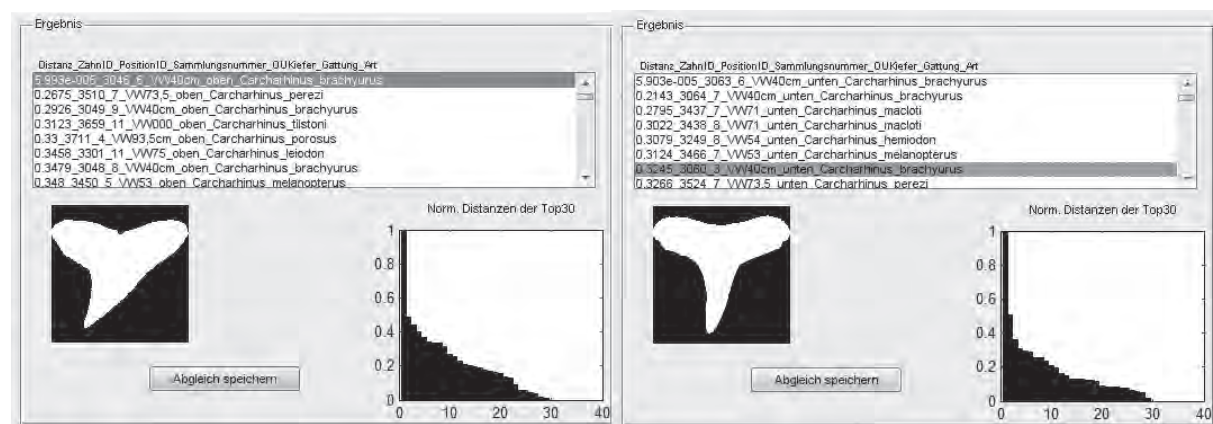
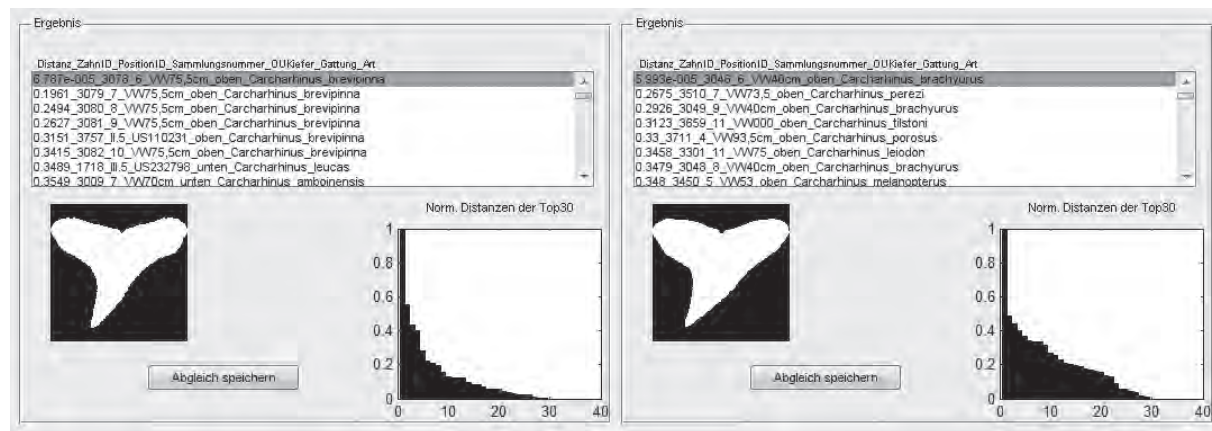


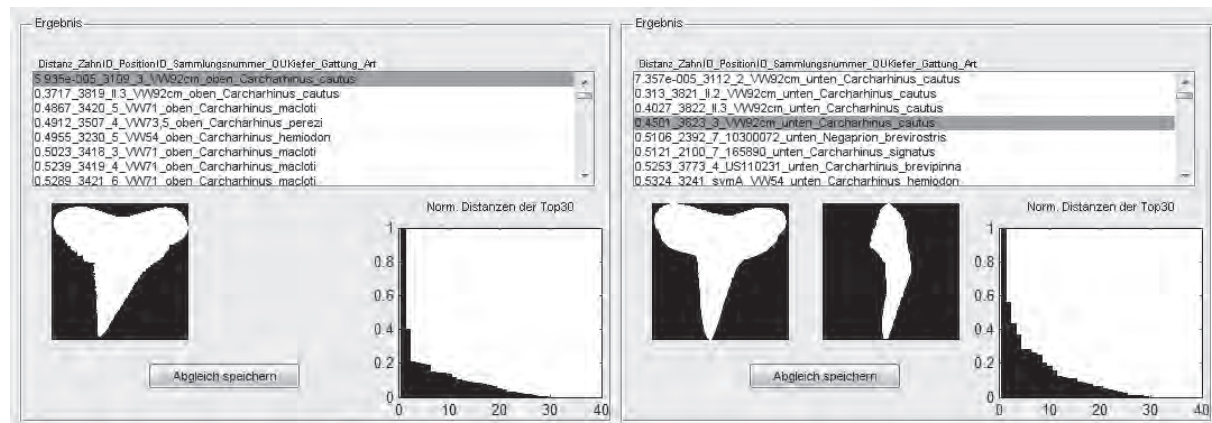
Abb. 111: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus brachyurus*. Oberkiefer, lateral-posterior (v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus brevipinna* (Abb. 112)

Die lateralen Oberkieferzähne dieser Spezies wurden von der AAM in klarer, der Nachbarschaft entsprechender Staffelung, im Ranking angeordnet. In zunehmend posteriorer Stellung treten morphologische Gemeinsamkeiten mit anterolateralen Unterkieferzähnen von *C. leucas* zu Tage. Auch Oberkieferzähne von *C. macroti* besitzen eine vergleichbare Silhouette. Unterkieferzähne werden deutlich diffuser zugeordnet und zeigen Parallelen unter anderen zu Posteriorzähnen von *C. altimus*, *C. amblyrhynchoides*, *C. albimarginatus* und *C. longimanus*.

Abb. 112: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus brevipinna*. Oberkiefer, lateral-posterior (v.l.n.r.)Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus caudus* (Abb. 113)

Die recht hohen Oberkieferzähne von *C. caudus* werden von der AAM gut taxonomisch klassifiziert, allerdings zeigen sich ähnliche Zahnmorphologien bei *C. perezi*, *C. hemiodon* und *C. macloiti*. Nachteilig wirkt sich hier der Umstand aus, dass nur sehr wenige Zähne, ausschließlich aus anterioren Stellungen, in die Untersuchung mit eingeflossen sind. Die Unterkieferzähne zeigen zwar relativ wenig artspezifische Attribute, werden aber klar, gemäß ihrer nachbarschaftlichen Stellung gestaffelt. Trotzdem können sie leicht mit Zähnen zahlreicher anderer Spezies verwechselt werden.

Abb. 113: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus caudus*. Oberkiefer, lateral-posterior (v.l.n.r.)Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus dussumieri* (Abb. 114)

Die relativ markanten Oberkieferzähne werden, zumindest für die ersten beiden Positionen des Rankings, richtig zugeordnet.

Auffällige morphologische Verwandtschaft der Anterolateralzähne besteht zu Oberkieferzähnen gleicher Positionen von *C. sealei*. Zunehmend posteriore Oberkieferzähne werden deutlich schlechter zugeordnet und können mit einer Vielzahl posteriorer Zähne anderer Spezies verwechselt werden. Darüber hinaus, macht sich die ausgeprägte monognathische Heterodontie negativ bemerkbar, da posteriore Zähne durch ihre extrem gedrungene Form nicht der geforderten Skelettform entsprechen und somit nur unvollständig berechnet werden können. Eigenständigere Formen besitzen die Unterkieferzähne, diese werden vom System jedoch häufig als Unterkieferzähne von *Rhizoprionodon longurio* oder *Rh. terranova* klassifiziert.

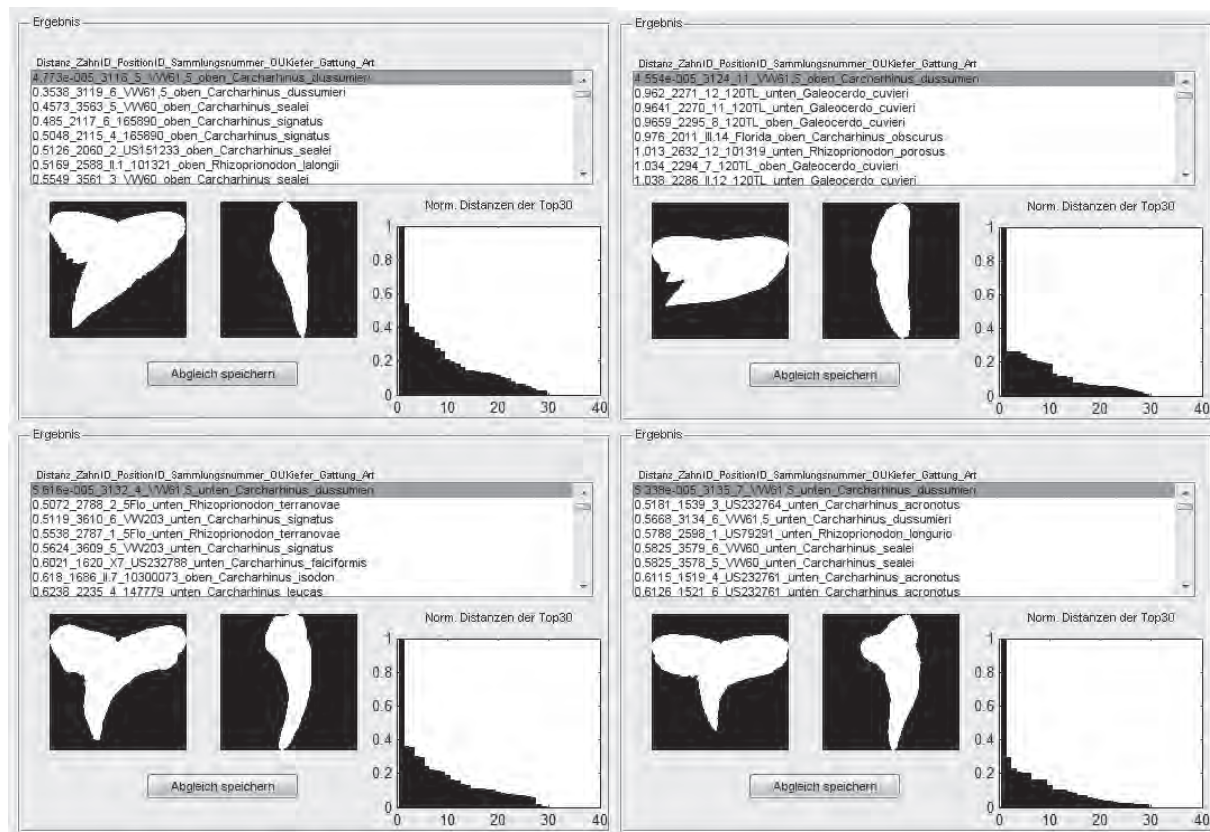
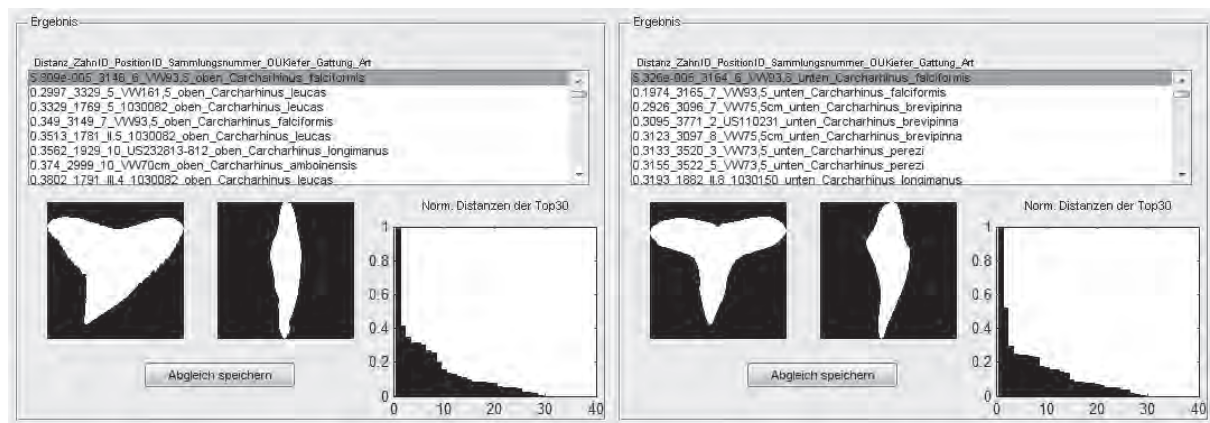


Abb. 114: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus dussumieri*. Oberkiefer, lateral-posterior (v.l.n.r.); Unterkiefer, lateral-posterior (v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus falciformis* (Abb. 115)

Die anterolaterale Oberkieferbezahnung von *C. falciformis* wird vor allem mit juvenilen Oberkieferzähnen von *C. leucas* und der Adultbezahnung von *C. longimanus* und *C. amboinensis* verwechselt. Besser artspezifisch erscheinen die posterioren Oberkieferzähne, die Ähnlichkeiten zu Anteriorzähnen von *Scoliodon laticauda* und *C. borneensis* aufweisen. Kaum zu unterscheiden sind die Unterkieferzähne jener Art, von entsprechenden Zähnen ähnlicher Positionen der Spezies *Carcharhinus brevipinna* und *C. perezii*.

Abb. 115: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus falciformis*. Oberkiefer, lateral-posterior (v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus fitzroyensis* (Abb. 116)

Die hoch aufgerichteten Zähne des Ober- und Unterkiefers von *C. fitzroyensis* weisen eine recht gute Klassifizierung zu nachbarschaftlichen Positionen jener Art auf. Allerdings sind auch nur relativ wenig Belege in die Datensammlung mit eingeflossen.

Abb. 116: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus fitzroyensis*. Oberkiefer, lateral-posterior (v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus galapagensis* (Abb. 117)

Die anterolaterale Oberkieferbezahnung von *Carcharhinus galapagensis* wurde sehr gut vom System klassifiziert. Die Rangfolge entspricht dabei der Staffelung gemäß der nachbarschaftlichen Position. Die nächsten Formverwandten finden sich bei den entsprechenden Zähnen vergleichbarer Stellung von *C. plumbeus*. Mit zunehmend posteriorer Stellung verschlechtert sich auch die artspezifische Charakteristik der Zähne, so dass die Möglichkeit einer sicheren Klassifizierung stetig abnimmt. Deutlich diffuser ist die Einordnung der Unterkieferbezahnung. Hier ist eine sichere Bestimmung kaum möglich.

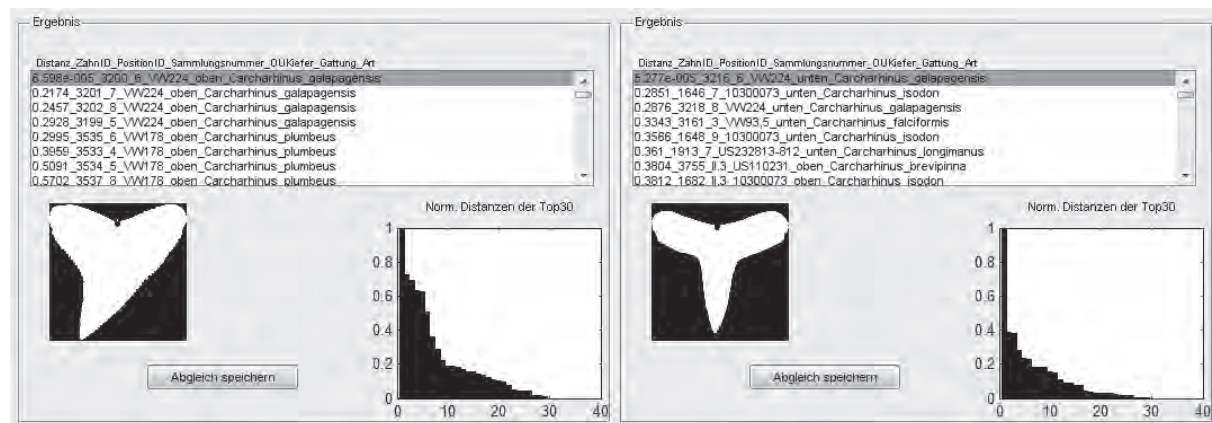


Abb. 117: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus galapagensis*. Oberkiefer, lateral-posterior (v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus hemiodon* (Abb. 118)

Eine recht gute Zuordnung erfolgte für die anterolaterale Oberkieferbezahnung von *Carcharhinus hemiodon*. Verwechslungsmöglichkeiten existieren hier vor allem zu Zähnen etwas weiter posteriorer Positionen von *C. macroti*. Auch hier nimmt die Eindeutigkeit der Klassifizierung mit zunehmend posteriorer Stellung ab. Die sehr aufrechte und geradlinige Unterkieferbezahnung erscheint zunächst recht merkmalsarm, wurde aber im Falle der anterolateralen Zähne sehr gut vom System als zur Art zugehörig detektiert. Auch im Unterkieferbereich schwindet die Zuordnungsfähigkeit mit zunehmend posteriorer Position.

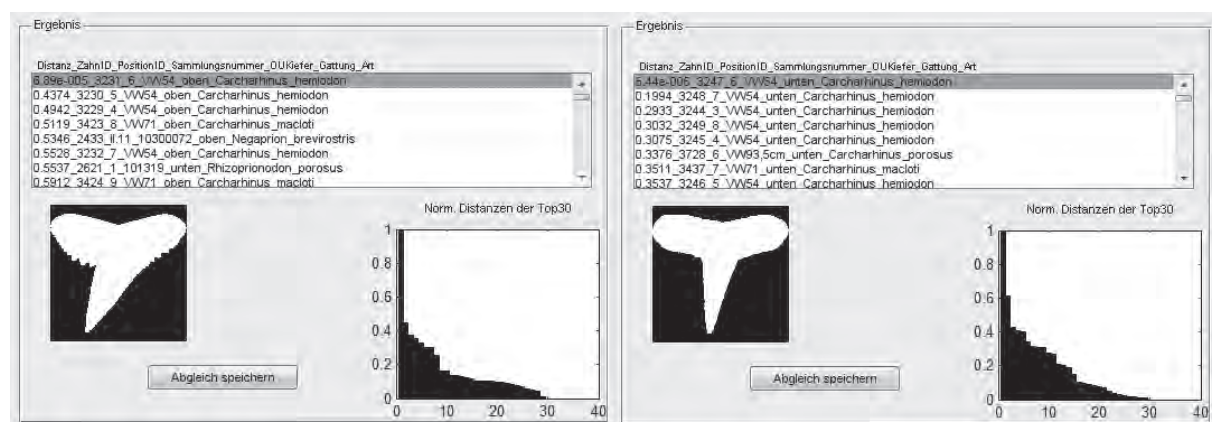


Abb. 118: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus hemiodon*. Oberkiefer, lateral-posterior (v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus isodon* (Abb. 119)

Die relativ merkmalsarme Oberkieferbezahnung von *C. isodon* wurde durch die AAM vergleichsweise gut zugeordnet. Die stärksten morphologischen Überschneidungen bestehen zu

anterolateralen Unterkieferzähnen von *C. wheeleri*, hier wird eine Unterscheidung schwierig. Ähnliches gilt für die Unterkieferzähne, hier stehen vor allem Zähne gleicher Position von *C. limbatus* morphologisch nahe.

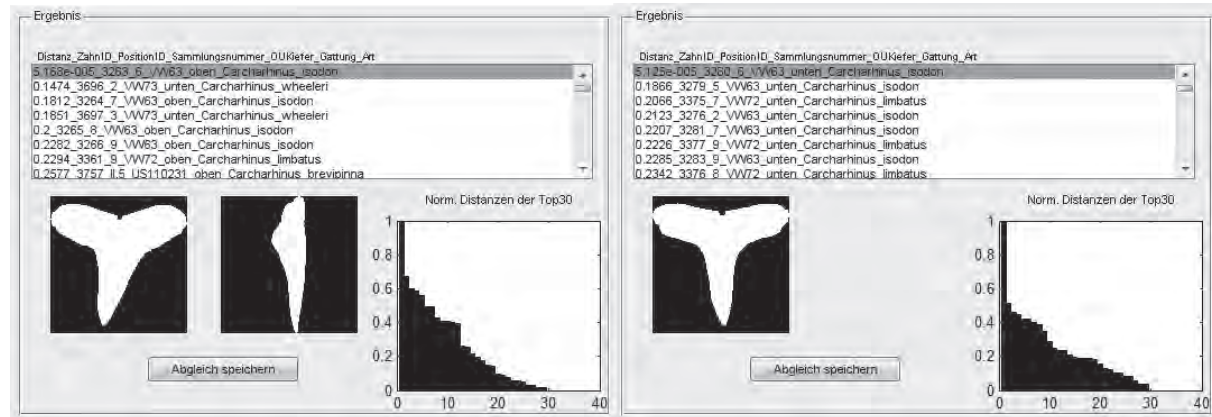


Abb. 119: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus isodon*. Oberkiefer, lateral-posterior (v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus leiodon* (Abb. 120)

Verwechslungsgefahr bei der anterolateralen Oberkieferbezahnung von *Carcharhinus leiodon* besteht vor allem zu *C. wheeleri*, *C. brevipinna* und *C. isodon*. Deutlich konfuser ist die Zuordnung bei zunehmend posteriorer Stellung. Die anterolateralen Unterkieferzähne sind praktisch nicht von Zähnen gleicher Position der Spezies *C. limbatus* zu unterscheiden. Auch hier sind posteriore Positionen uneinheitlicher klassifiziert.

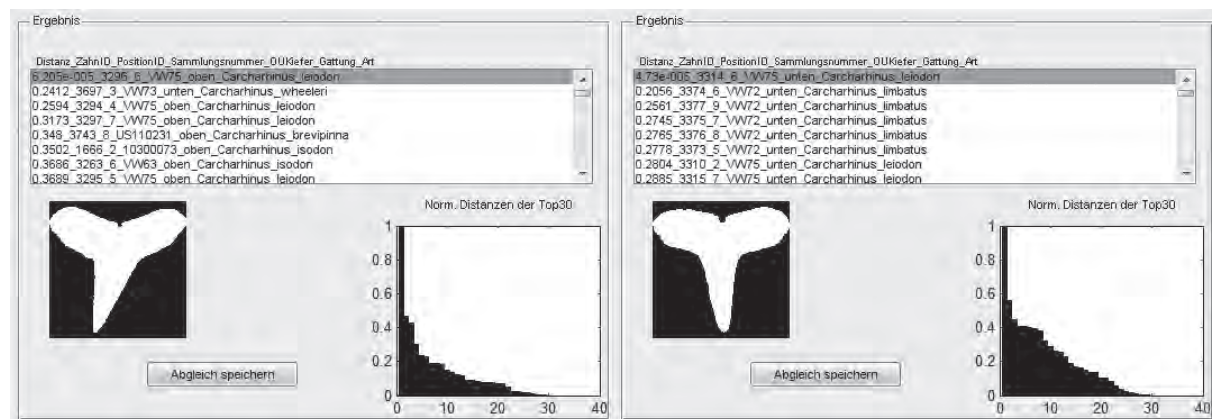


Abb. 120: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus leiodon*. Oberkiefer, lateral-posterior (v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus leucas* (Abb. 121)

Bei *Carcharhinus leucas* zeigt die anterolaterale Oberkieferbezahnung semiadulter Individuen

morphologische Gemeinsamkeiten zu Zähnen gleicher Positionen adulter Vertreter von *C. longimanus* und *C. albimarginatus*, posteriore Oberkieferzähne hingegen zu *C. plumbeus* und *C. obscurus*. In jedem Fall fehlt hier, wie auch für die Unterkieferbezahnung, eine klare morphologische Eigenständigkeit. Juvenile Exemplare hingegen, zeigen eine markante morphologische Eigenständigkeit der anterolateralen Oberkieferzähne. Adulte Individuen besitzen Oberkieferzähne deren Morphologie jenen von *C. longimanus*, *C. obscurus*, *C. galapagensis* und *C. plumbeus* ähnelt. Zwischen diesen Arten wird eine Unterscheidung stets schwierig sein. Am besten lassen sich die Anteriorzähne des Oberkiefers bestimmen.



Abb. 121: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus leucas* (v.l.o.n.r.u.).

1. Reihe: Oberkiefer - adult männlich anterior, adult weiblich anterior, semiadult anterior;
2. Reihe: Oberkiefer - postjuvenil anterior, juvenil anterior, juvenil posterior;
3. Reihe: Unterkiefer - adult anterior, adult anterolateral, adult lateral;
4. Reihe: Unterkiefer - juvenil lateral, adult lateral, semiadult posterolateral

Anteriorzähne des Unterkiefers juveniler und semiadulter Individuen werden ebenso gut zugeordnet, wie Zähne posteriorer Stellung. Bei adulten Vertretern existieren Gemeinsamkeiten zu *C. hemiodon*. Insgesamt zeigt sich auch eine deutliche individuelle Charakteristik der Zahnformen. Zwischen den Individuen existieren ausgeprägte Formunterschiede zwischen Zähnen gleicher Stellung. Die Ursachen dieser innerartlichen Variabilität können auf populations- und habitatsspezifische Einflüsse oder verschiedene Nahrungsdarangebote zurückgeführt werden. In jedem Fall erscheint hier eine eindeutige Bestimmung einzelner Zähne von *C. leucas* und entsprechende Abgrenzung gegen *C. longimanus*, *C. obscurus*, *C. galapagensis*, *C. albigmarginatus* und *C. plumbeus* problematisch.

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus limbatus* (Abb. 122)

Die anterolaterale Oberkieferbezahnung von *C. limbatus* wird trotz der geringen Merkmalsdichte zwar gut klassifiziert, Verwechslungen sind aber mit den sehr ähnlichen Zähnen gleicher Positionen von *C. isodon* und *C. wheeleri* möglich. Auch in weiter posteriorer Position sind die Zähne gut bestimmbar, weisen dort aber verstärkt Ähnlichkeiten zu *C. brachyurus* auf. Die Unterkieferzähne sind schwer von Zähnen gleicher Stellung von *C. leiodon*, *C. tilstoni* und *C. isodon* zu unterscheiden. In weiter posteriorer Stellung ähneln sie zunehmend *C. brevipinna* und *Negaprion brevirostris*.

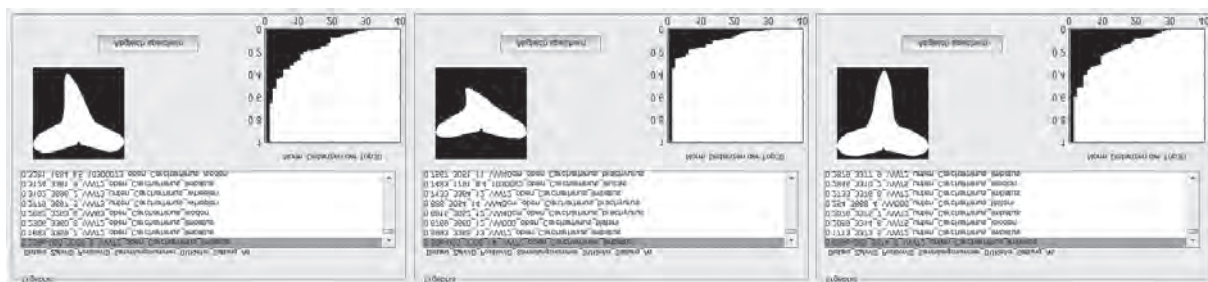


Abb. 122: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus limbatus*. Oberkiefer, lateral-posterior; Unterkiefer, lateral (v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus longimanus* (Abb. 123)

Die Oberkieferzähne juveniler Exemplare von *Carcharhinus longimanus* weisen zwar morphologische Parallelen zu *C. leucas* und *C. obscurus* auf, werden aber von der AAM sowohl für anterolaterale, als auch mit gewissen Abstrichen, für posteriore Stellungen eindeutig klassifiziert. Gleiches gilt für die Unterkieferzähne juveniler Exemplare. Deutlich schwieriger ist die Bestimmung semiadulter Vertreter.

Deren Oberkieferzähne ähneln jenen von *C. albimarginatus*, *C. perezii* bzw. *C. leucas* und deren Unterkieferzähne erinnern stark an *C. hemiodon*. Als besonders eigenständig erscheinen die morphologischen Attribute der adulten Vertreter, bei denen sowohl Ober- als auch Unterkieferzähne anterolateraler Stellungen klar klassifiziert wurden. Aber auch hier zeigen sich Parallelen zu *C. leucas* bei Oberkieferzähnen und zu *C. albimarginatus* bei Unterkieferzähnen. Insgesamt fällt auch bei dieser Spezies die ausgesprochene innerartliche Variabilität, sowohl ontogenetisch, wohl aber auch sexuell auf. Populationsspezifische Eigenarten sind ebenfalls deutlich ausgeprägt.

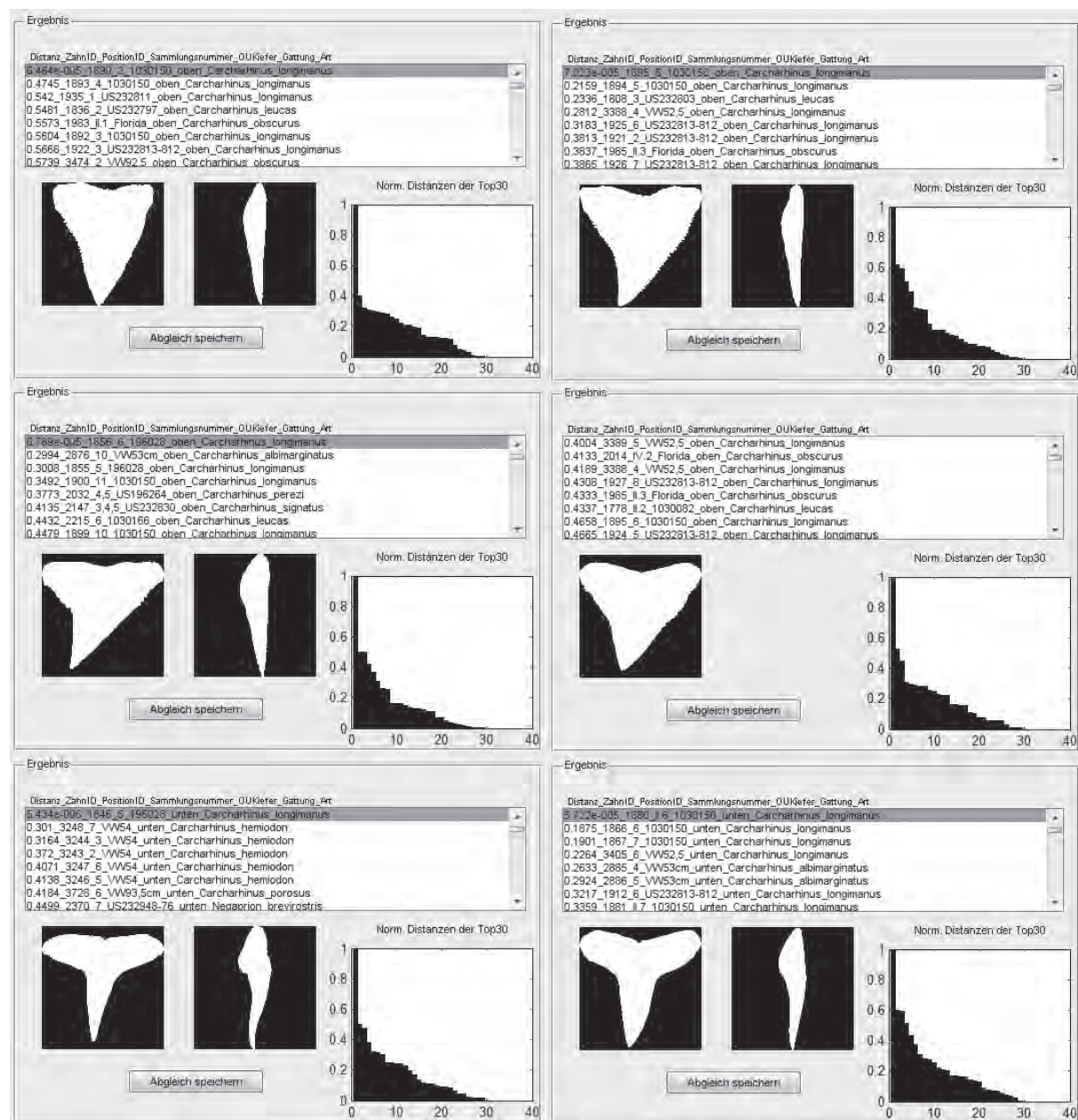
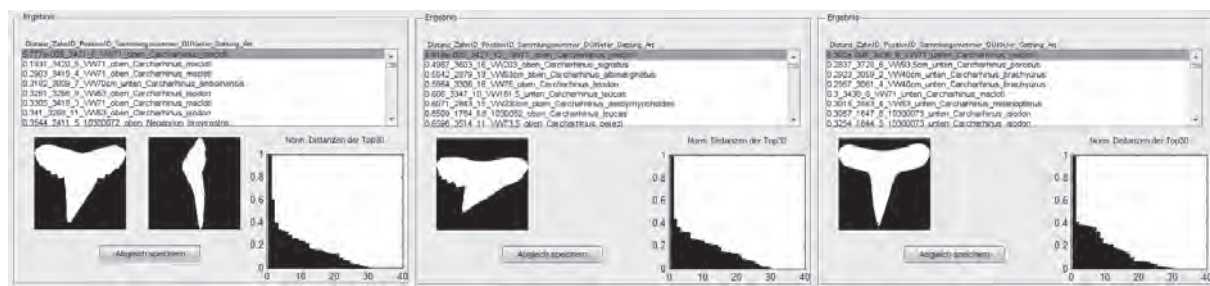


Abb. 123: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus longimanus*.

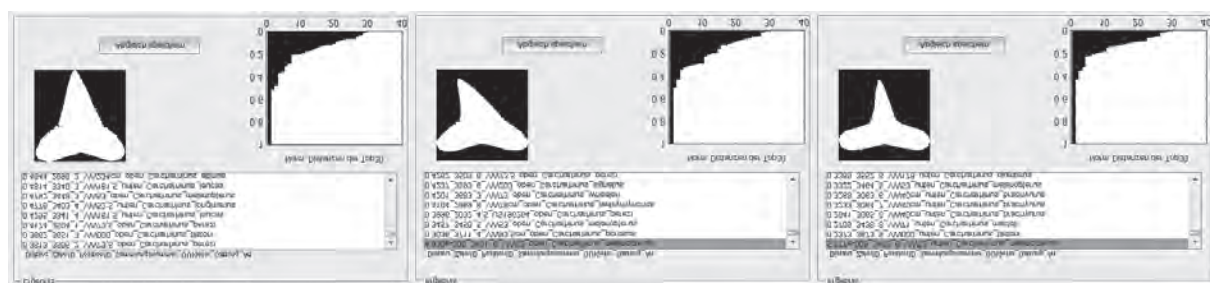
1.Reihe: Oberkiefer - adult anterior, adult lateral, 2.Reihe: Oberkiefer - semiadult lateral, juvenil lateral, 3.Reihe: Unterkiefer - semiadult lateral, adult lateral (v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus macloiti* (Abb. 124)

Die Anterolateralzähne des Oberkiefers von *Carcharhinus macloiti* wurden korrekt entsprechend der jeweiligen nachbarschaftlichen Stellung in der Rankingliste wiedergegeben. Deutlich schlechter erfolgte die Einordnung der Posteriorzähne, die Parallelen zu *C. leucas* und *C. albigmarginatus* aufweisen. Hingegen sind die Zähne des Unterkiefers kaum von solchen von *C. porosus*, *C. brachyurus* oder *C. isodon* zu unterscheiden.

Abb. 124: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus macloiti*. Oberkiefer lateral-posterior, Unterkiefer lateral (v.l.n.r.)Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus melanopterus* (Abb. 125)

Die Anteriorzähne des Oberkiefers ähneln stark entsprechenden Zähnen von *C. perezi* oder Unterkieferzähnen von *C. leucas*. Lateralzähne gleichen Zähnen von vielen verschiedenen Spezies, wie etwa *C. porosus*, *C. perezi* und *C. wheeleri*. Die Unterkieferzähne haben kaum eigenständige Merkmale und könnten etwa mit Zähnen gleicher Stellung von *C. brachyurus*, *C. tilstoni* oder *C. macloiti* verwechselt werden.

Abb. 125: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus melanopterus*. Oberkiefer lateral-posterior, Unterkiefer lateral (v.l.n.r.)Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus obscurus* (Abb. 126)

Die Zähne von *Carcharhinus obscurus* zeigen im gesamten Oberkiefer, vor allem aber im

Bereich der Positionen 4-7, sehr eigenständige Merkmale und wurden der nachbarschaftlichen Stellung entsprechend in der Rankingtabelle aufgelistet. Dabei zeigten sich bei anterioren Zähnen morphologische Gemeinsamkeiten mit *C. longimanus*., *C. plumbeus* und *C. leucas*. Je weiter die Zahnposition zur Kommissur rückt, desto schwächer werden die artspezifischen Merkmale und desto stärker ähneln die Zähne jenen von *C. leucas*. Ganz anders gestaltet sich das Bild für die Unterkieferbezahnung. Hier ist eine Abgrenzung gegen Zähne vergleichbarer Stellungen von *C. plumbeus*, *C. obscurus*, *C. perezi* oder *C. melanopterus* schwierig. Lediglich die Anteriorzähne zeigen relativ eigenständige Merkmale.

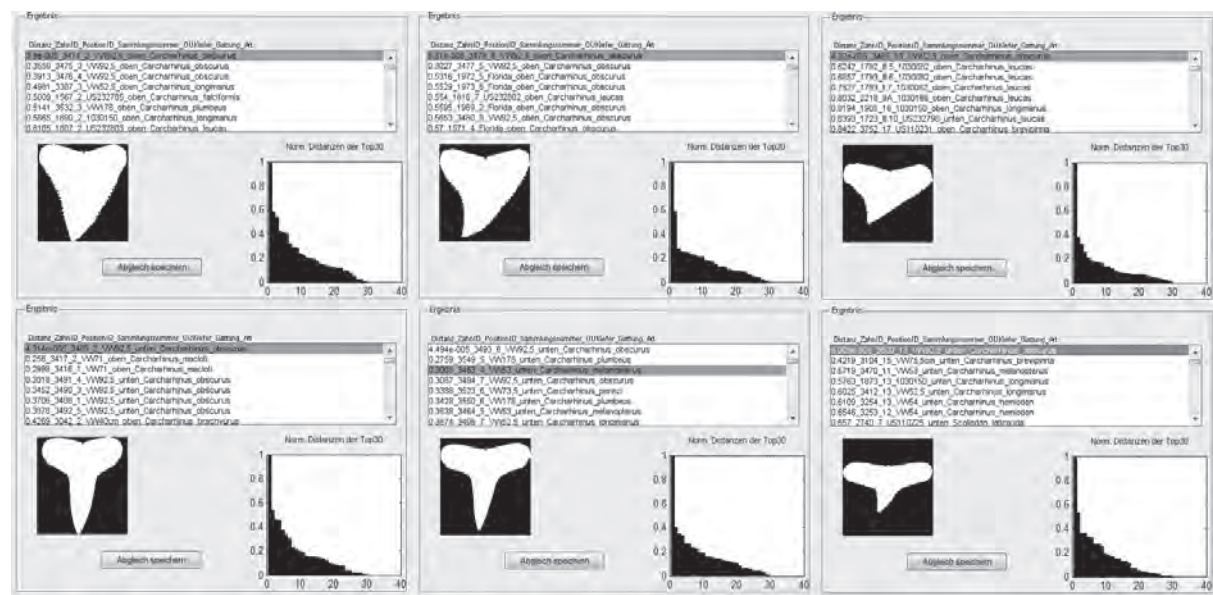


Abb. 126: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus obscurus*.

1.Reihe: Oberkiefer - anterior, lateral, posterior, 2.Reihe: Unterkiefer - anterior, lateral, posterior, (v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus perezi* (Abb. 127)

Die Anterolateralzähne des Oberkiefers von *Carcharhinus perezi* zeigen nur geringe artspezifische Merkmale und können in lateraler Position leicht mit Zähnen von *C. porosus*, *C. melanopterus* und *C. brachyurus* verwechselt werden, sowie zusätzlich mit Zähnen von *C. leucas*, *C.*

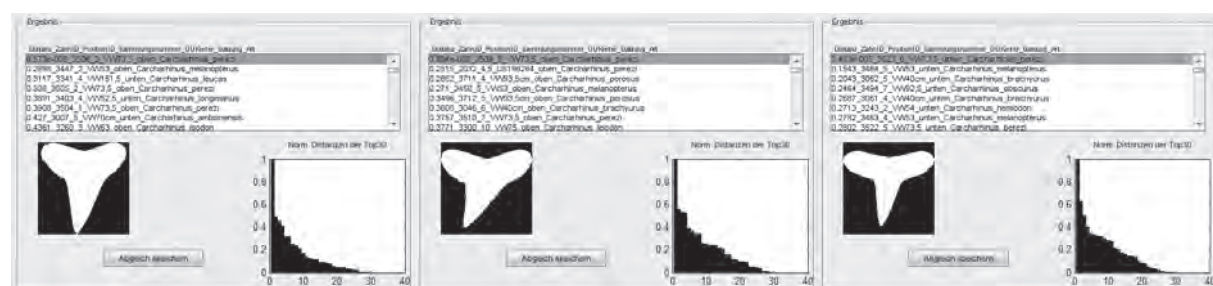


Abb. 127: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus perezi*. Oberkiefer lateral-posterior, Unterkiefer lateral (v.l.n.r.)

longimanus und *C. amboinensis* in anteriorer Stellung. Unterkieferzähne zeigen kaum individuelle Eigenheiten und können adäquat zu den Oberkieferzähnen verwechselt werden.

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus plumbeus* (Abb. 128)

Anterolateralzähne des Oberkiefers von *Carcharhinus plumbeus* sind schwer von Zähnen gleicher Stellung von *C. galapagensis* zu unterscheiden, posteriore Zähne haben ähnliche morphologische Eigenschaften wie *C. leucas* oder *C. longimanus*. Die Unterkieferbezeichnung kann durch die relativ symmetrische Silhouette recht gut als eigenständig klassifiziert werden, weist aber auch Parallelen zu *C. longimanus*, *C. obscurus* und *C. macloiti* auf.

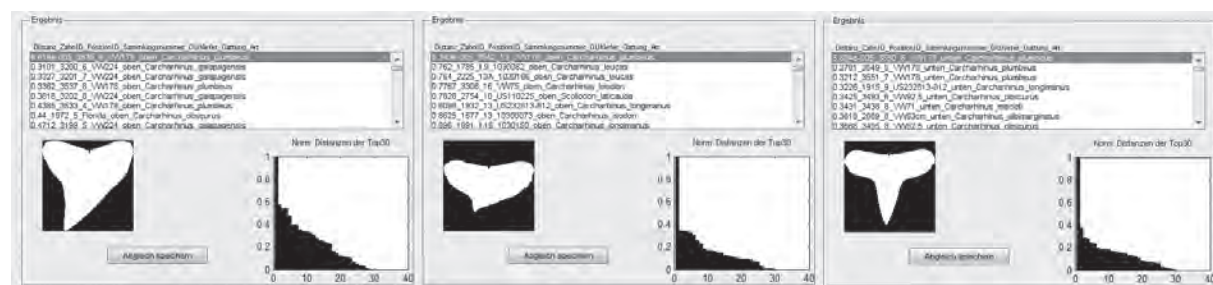


Abb. 128: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus plumbeus*. Oberkiefer lateral-posterior, Unterkiefer lateral (v.l.n.r.)

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus porosus* (Abb. 129)

Die Oberkieferbezeichnung von *Carcharhinus porosus* weist nicht ausreichend individuelle Merkmale zur eindeutigen artspezifischen Zuordnung auf.



Abb. 129: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus porosus*. (v.l.n.r.)

1.Reihe: Oberkiefer - anterior, lateral, posterior, 2.Reihe: Unterkiefer - anterior, lateral, posterior,

Gleiches gilt für die Zähne des Unterkiefers, auch wenn dort die korrekte Zuordnung prozentual besser verlaufen ist. Viele Übereinstimmungen existieren zur *Macloiti*-Gruppe.

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus sealei* (Abb. 130)

Die Lateralbezahnung des Oberkiefers dieser Spezies wird von der AAM sehr häufig mit Zähnen vergleichbarer Positionen von *C. acronotus* in Verbindung gebracht, obwohl der mesiale Schneidekantenverlauf bei *C. acronotus* wesentlich stärker ausgeprägt ist. Mit *Rhizoprionodon terranova* können vor allem anteriore Zähne verwechselt werden. Für die Unterkieferzähne kommen vor allem Verwechslungen mit *C. dussumieri* und *C. acronotus* in Frage. Allgemein ist die Zuordnung relativ uneindeutig, wobei auch starke innerartliche Varianzen bestehen, die sowohl ontogenetischer Natur als auch populationspezifisch sind.

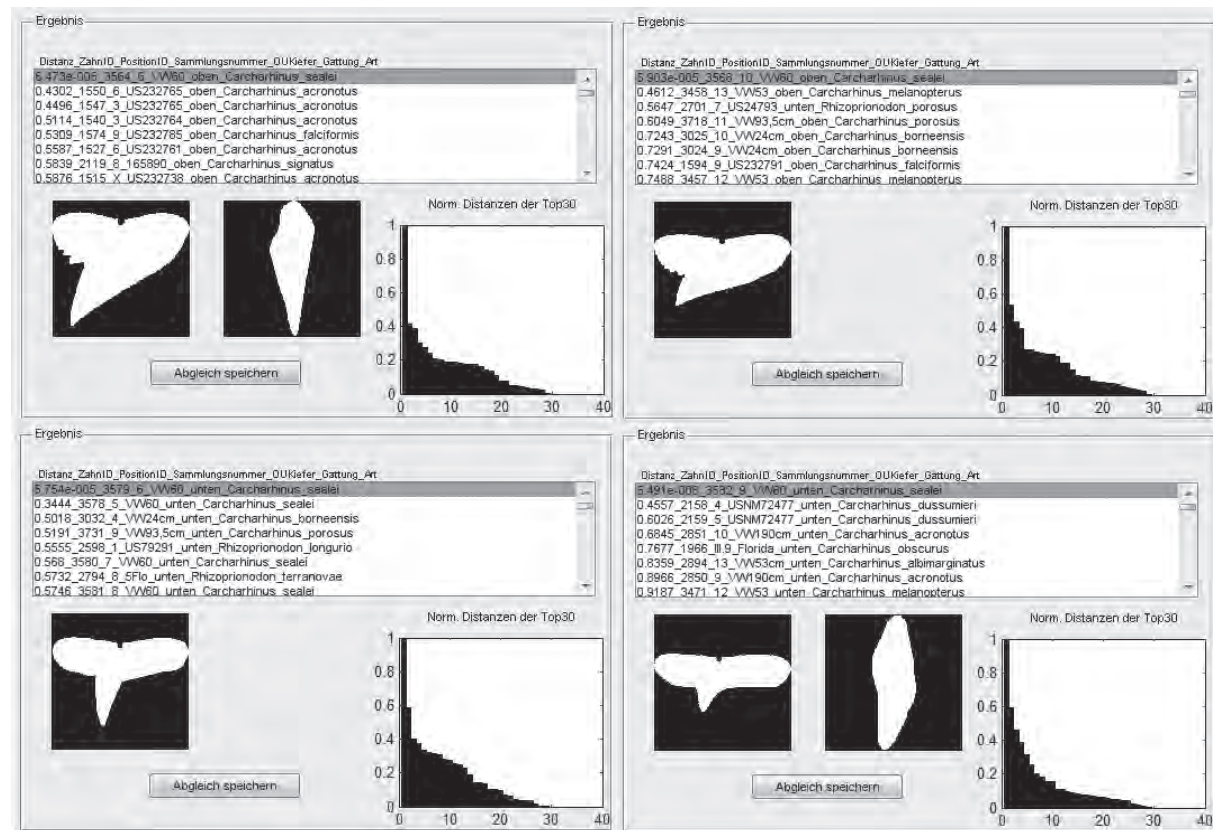


Abb. 130: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus sealei*. (v.l.n.r.)

1.Reihe: Oberkiefer - lateral, posterior, 2.Reihe: Unterkiefer - lateral, posterior,

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus signatus* (Abb. 131)

Die lateralen Oberkieferzähne von *Carcharhinus signatus* zeigen sehr charakteristische Silhouetten und wurden meist, sicher entsprechend der Kieferreihenfolge und direkten

Nachbarschaft, vom System zugeordnet. Leichte Unterschiede bestehen zwischen Männchen und Weibchen und auch ontogenetische wie populationsspezifische Differenzen wurden deutlich und erschweren die korrekte Zuordnung. Entsprechendes gilt ebenso für die Unterkieferbezahnung, bei der männliche Zähne deutlich anders zugeordnet wurden als weibliche.

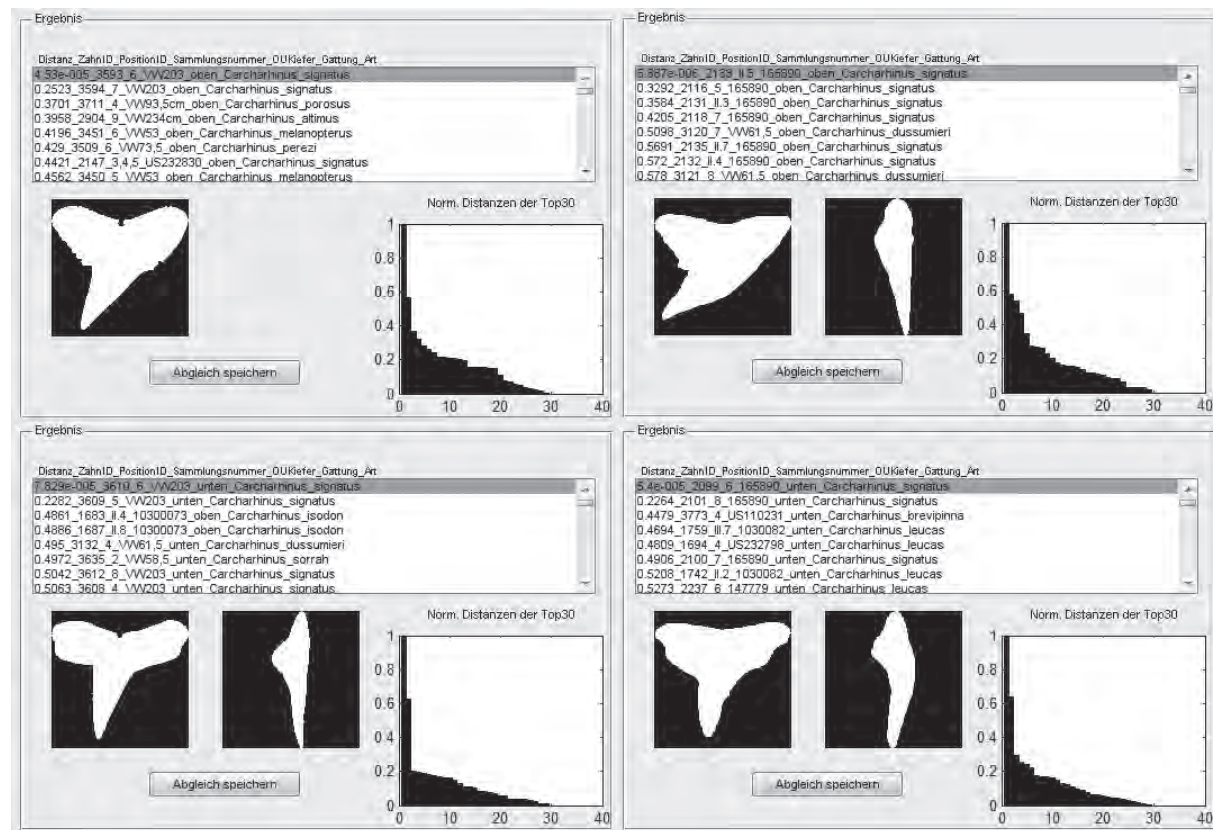
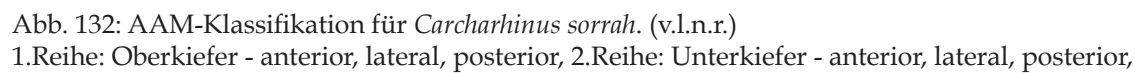


Abb. 131: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus signatus*. (v.l.n.r.)

1.Reihe: Oberkiefer - männlich lateral, weiblich lateral, 2.Reihe: Unterkiefer - männlich lateral, weiblich lateral,

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus sorrah* (Abb. 132)

Die lateralen Oberkieferzähne von *Carcharhinus sorrah* wurden recht gut vom System bestimmt, Verwechslungen sind vorrangig mit *C. wheeleri* möglich. Wesentlich diffuser ist die Einordnung anteriorer und posteriorer Oberkieferzähne, wobei letztere häufig mit Zähnen vergleichbarer Stellung von *Rhizoprionodon porosus* und *Rh. lalandii* verwechselt werden können. Die Unterkieferbezahnung zeigt weniger artspezifische Attribute und wurde vor allem bei Lateralzähnen mit *C. wheeleri* in Verbindung gebracht. Zusätzlich existieren morphologische Gemeinsamkeiten zu Unterkieferzähnen von *C. amblyrhynchos* und den Vertretern der *Rhizoprionodon*-Gruppe. Zu den letztgenannten bestehen vor allem Parallelen im Bereich der posterioren Kieferabschnitte.



Wenig artspezifische Merkmale besitzen die Oberkieferzähne von *C. tilstoni*, so dass eine ganze Reihe von Zähnen anderer Spezies die gleichen morphologischen Eigenschaften aufweist.



Die Unterkieferbezahnung zeigt ebenso geringe artspezifische Merkmale, trotzdem werden vor allem die anterioren Zähne recht gut taxonomisch zugeordnet.

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Carcharhinus wheeleri* (Abb. 134)

Die Oberkieferbezahnung von *Carcharhinus wheeleri* wurde überraschend häufig, lateral mit *C. signatus* und anterior zusätzlich mit *C. falciformis*, überein gebracht. Bei der Unterkieferbezahnung reichen die artspezifischen Attribute für eine klare Zuordnung nicht aus. Klare morphologische Parallelen existieren vor allem im anterioren Kieferbereich zu *C. isodon*.

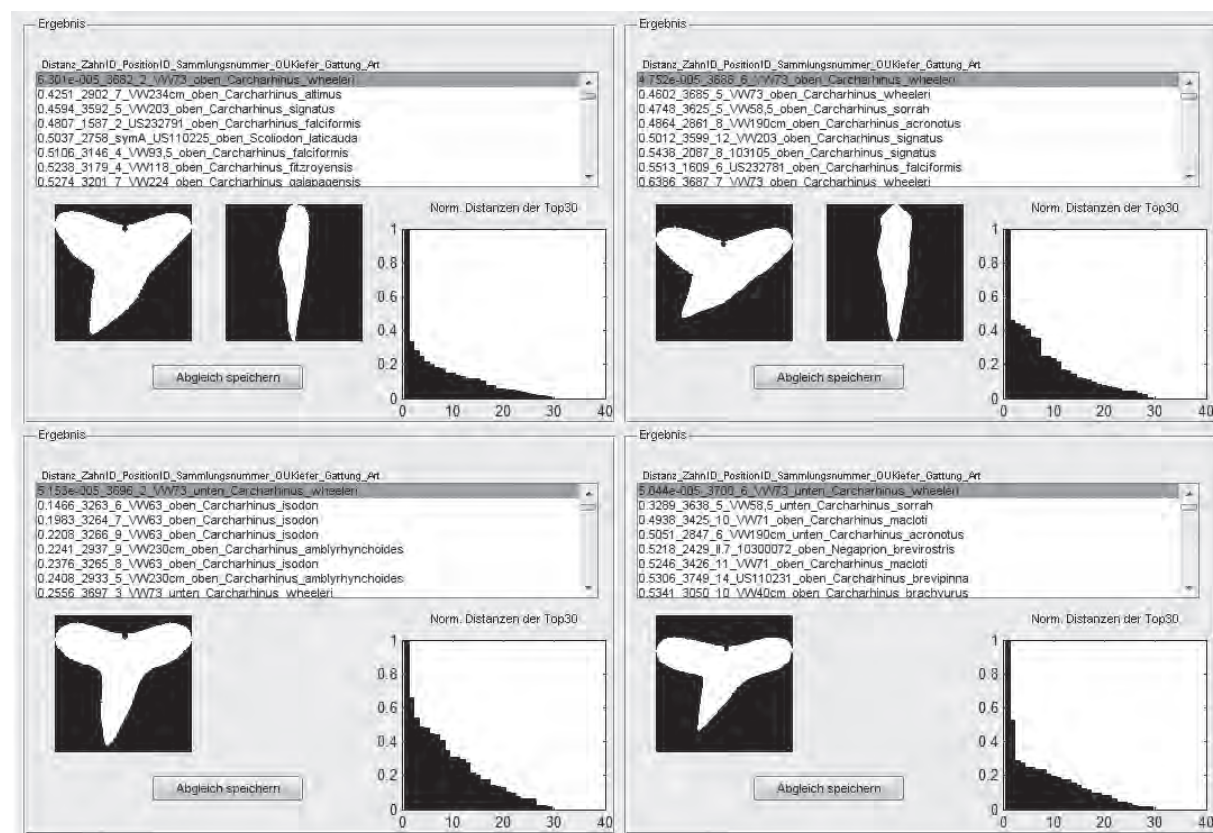


Abb. 134: AAM-Klassifikation für *Carcharhinus wheeleri*. (v.l.n.r.)

1.Reihe: Oberkiefer - lateral, posterior, 2.Reihe: Unterkiefer - lateral, posterior,

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Galeocerdo cuvier* (Abb. 135)

Die Zähne sowohl des Unterkiefers als auch des Oberkiefers wurden für alle Varietäten stets korrekt, mit entsprechender nachbarschaftlicher Staffelung, zugeordnet. Deutlich wurden aber auch innerartliche Varianzen zwischen den Geschlechtern und den Altersstadien. Außerdem konnten populationsspezifische Unterschiede festgestellt werden.

Mit Ausnahme der extremen posterioren Zähne, bieten aber alle anderen Zahnpositionen ein Höchstmaß an morphologischen Alleinstellungsmerkmalen, so dass eine Verwechslung ausgeschlossen ist.

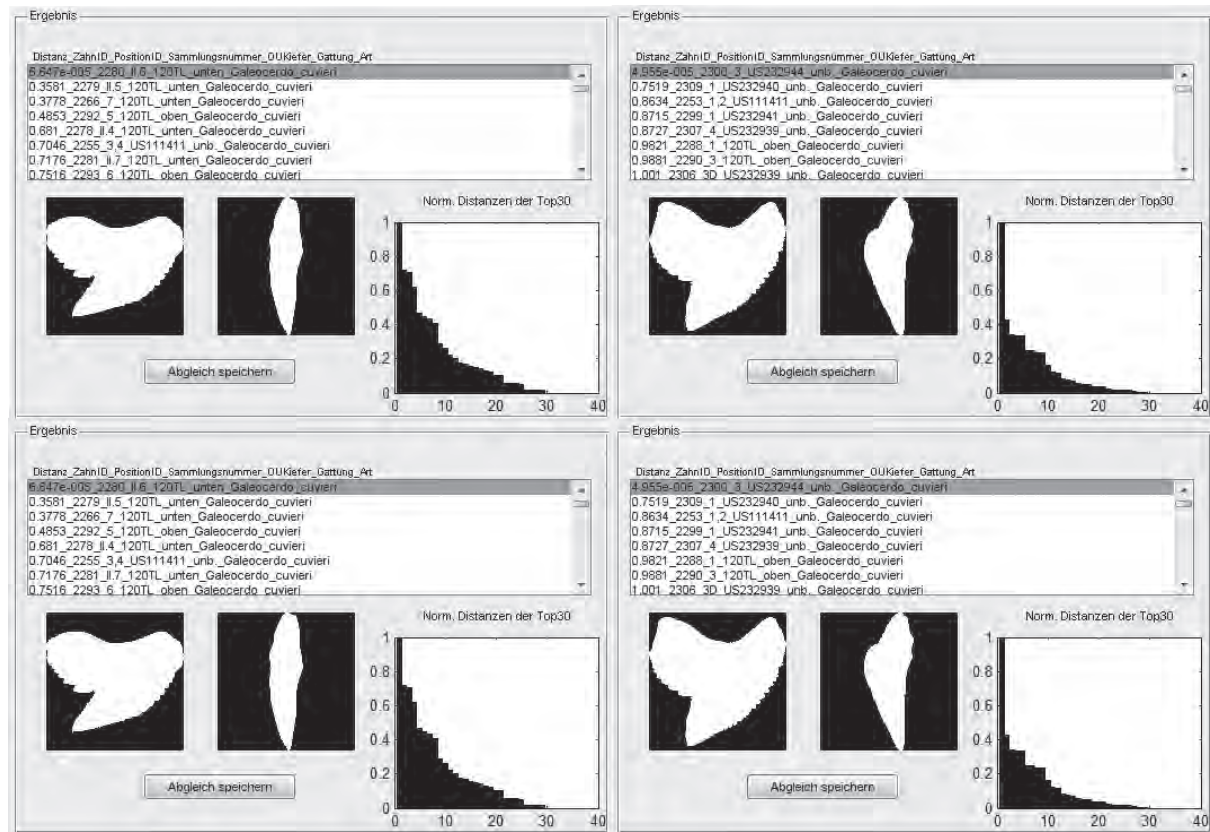
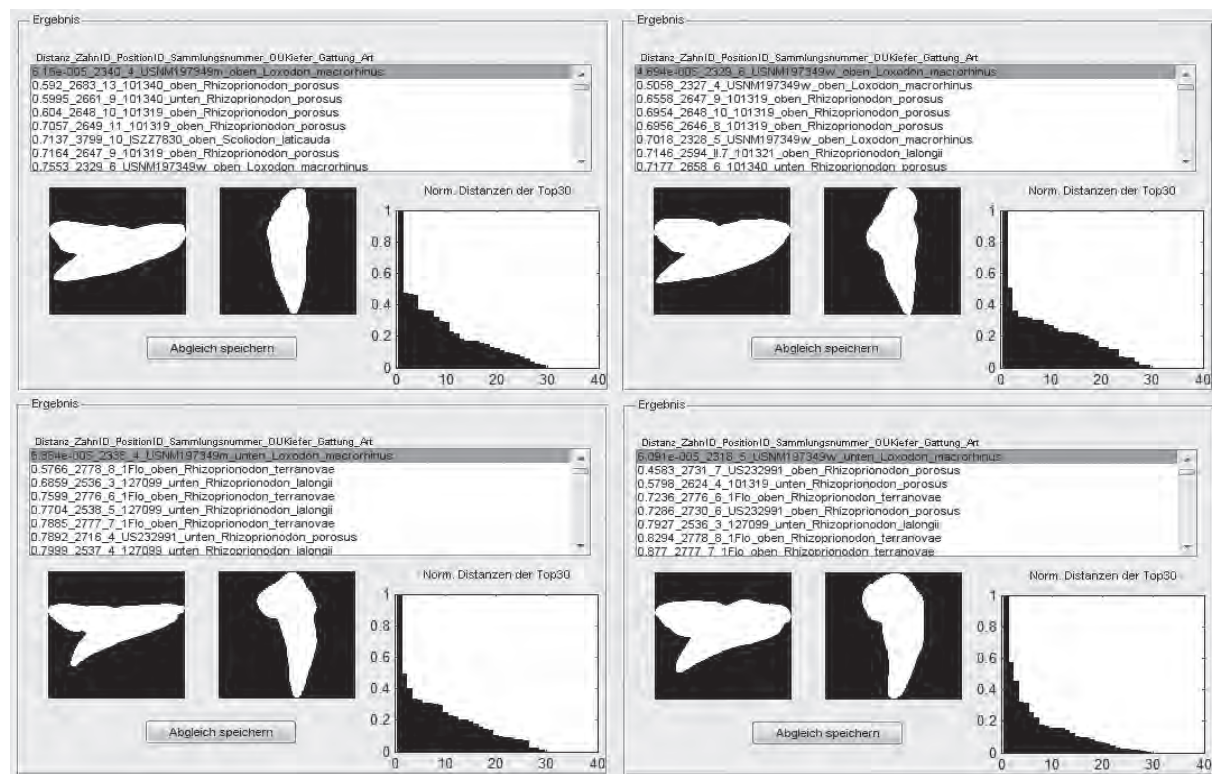


Abb. 135: AAM-Klassifikation für *Galeocерdo cuvieri*. (v.l.n.r.)
1.Reihe: Oberkiefer - lateral, posterior, 2.Reihe: Unterkiefer - lateral, posterior,

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Loxodon macrorhinus* (Abb. 136)

Die anterolateralen Oberkieferzähne männlicher Individuen von *Loxodon macrorhinus* weisen enge morphologische Verwandtschaft zu *Rh. porosus* auf, wohingegen die Oberkieferbezahnung der weiblichen Exemplare eher Ähnlichkeiten zu *Rh. lalandii* haben. Die Unterkieferzähne der weiblichen, wie auch der männlichen Exemplare, weisen vor allem Ähnlichkeit zu entsprechenden Zähnen des Unterkiefers von *Rhizoprionodon porosus* auf. Allein acht, der vierzehn getesteten Unterkieferzähne, wurden von der AAM *Rhizoprionodon porosus* zugeordnet. Bei den Oberkieferzähnen waren es, bei ebenfalls vierzehn Testzähnen, immer noch fünf Zähne, die zu jener Spezies gestellt wurden. Untergeordnet existieren auch morphologische Gemeinsamkeiten mit Unterkieferzähnen von zu *Rh. lalandii* und *Rh. terranovaе*. Insgesamt ist eine sichere Unterscheidung der genannten Spezies in keinem Fall möglich.

Abb. 136: AAM-Klassifikation für *Loxodon macrorhinus*. (v.l.n.r.)

1. Reihe: Oberkiefer lateral männlich/weiblich, 2. Reihe: Unterkiefer lateral männlich/weiblich

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Negaprion brevirostris* (Abb. 137)

Trotz augenscheinlich geringer artspezifischer Morphologie, wurden laterale und posteriore Oberkieferzähne von *Negaprion brevirostris* sicher und korrekt durch die AAM zugeordnet.

Abb. 137: AAM-Klassifikation für *Negaprion brevirostris*. (v.l.n.r.)

1. Reihe: Oberkiefer anterior-lateral-posterior, 2. Reihe: Unterkiefer anterior-lateral-posterior

Selbst Anteriorzähne wurden gut klassifiziert. Deutlich schlechter erfolgte die Klassifizierung der Unterkieferzähne. Hier sind bei posterolateralen Zähnen vergleichbare morphologische Eigenschaften bei *C. signatus* und *C. leucas* zu finden, was zu entsprechenden Verwechslungen führte. Die Form der Anteriorzähne hingegen ist bei vielen anderen Spezies gleicher Stellung ebenso zu finden. Solche Zähne sind daher sehr schlecht zur taxonomischen Bestimmung geeignet.

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Prionace glauca* (Abb. 138)

Die morphologisch sehr eigenständigen Oberkieferzähne von *Prionace glauca* wurden sehr sicher taxonomisch zugeordnet. Das ausgegebene Ranking entsprach dabei stets der nachbarschaftlichen Umgebung der getesteten Zähne. Etwas problematischer war die Zuordnung der weit im posterioren Kieferabschnitt befindlichen Zähne. Diese sind zwar ebenso morphologisch artspezifisch, wurden aber vom System auch mit einer Reihe anderer Spezies verwechselt. Die Unterkieferbezahnung ähnelt morphologisch Unterkieferzähnen vergleichbarer Positionen von *C. longimanus* bzw. *C. leucas* und kann leicht mit diesen verwechselt werden.

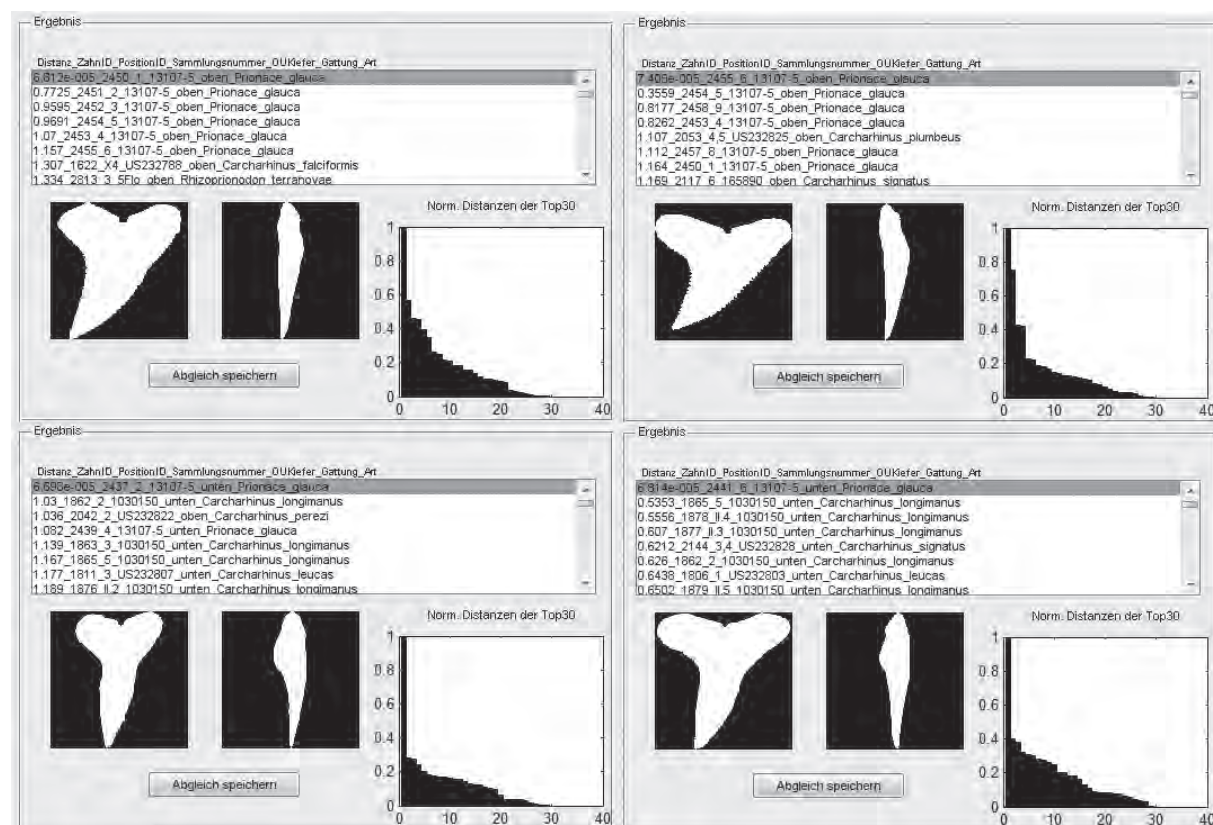
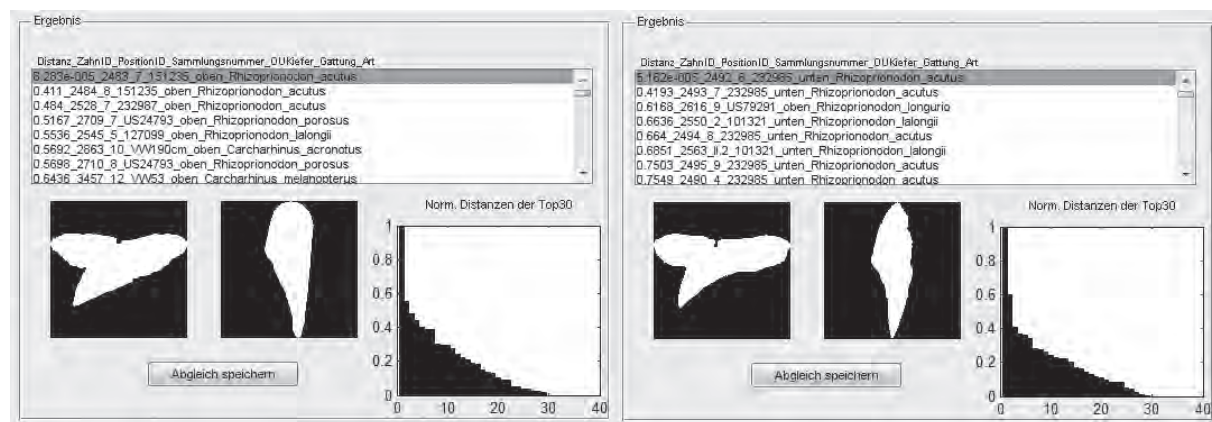


Abb. 138: AAM-Klassifikation für *Prionace glauca*. (v.l.n.r.)

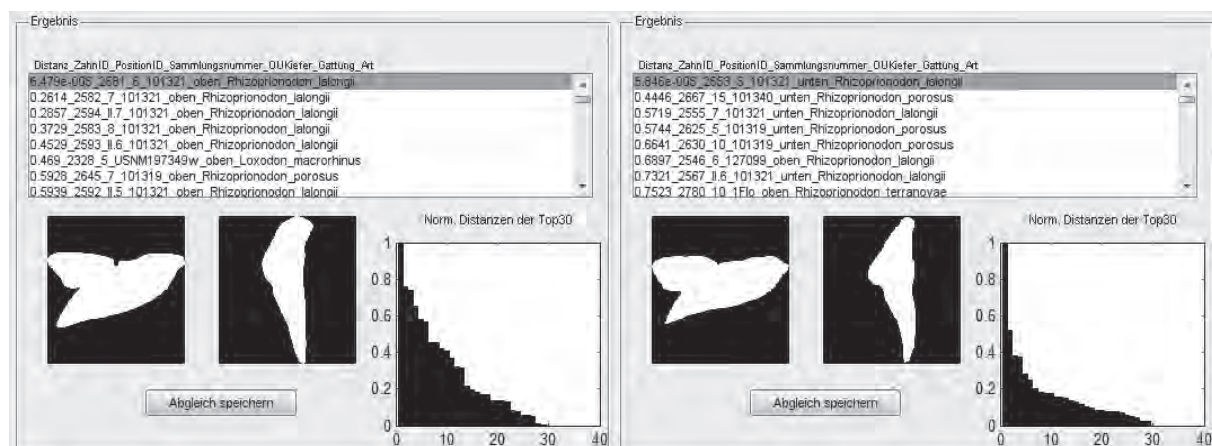
1.Reihe: Oberkiefer anterior-lateral, 2. Reihe: Unterkiefer anterior-lateral

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Rhizoprionodon acutus* (Abb. 139)

Die Oberkieferbezahnung von *Rhizoprionodon acutus* zeigt vergleichbare morphologische Eigenschaften wie *Rhizoprionodon porosus* und *Rh. lalandii*, die anteriore ist insgesamt aber innerhalb der Familie der Carcharhinidae sehr gut differenzierbar und auch innerhalb der Gattung *Rhizoprionodon* relativ eigenständig. Etwas besser innerhalb der Gattung differenziert die Unterkieferbezahnung.

Abb. 141: AAM-Klassifikation für *Rhizoprionodon acutus*. (v.l.n.r.) Oberkiefer lateral, Unterkiefer lateralErgebnisse der AAM-Klassifikation von *Rhizoprionodon lalandii* (Abb. 140)

Die Oberkieferzähne dieser Spezies unterscheiden sich recht deutlich von entsprechenden Zähnen anderer Vertreter der Gattung und werden sehr gut von der AAM zugeordnet. Ein wenig schlechter ist die Differenzierung der Unterkieferzähne.

Abb. 140: AAM-Klassifikation für *Rhizoprionodon lalandii*. (v.l.n.r.) Oberkiefer lateral, Unterkiefer lateral

Hier sind morphologische Parallelen zu *Rh. porosus* zu verzeichnen. Ontogenetische Differenzen der Zahnmorphologie sind nicht zu belegen. Von den anderen Gattungen der Carcharhinidae sind die Zähne aller Arten von *Rhizoprionodon* markant unterscheidbar.

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Rhizoprionodon longurio* (Abb. 141)

Die Zähne des Ober- und Unterkiefers von *Rhizoprionodon longurio* sind von den ähnlich gestalteten Zähnen von *Rh. acutus* und *Rh. porosus* durch die schlankere Silhouette unterscheidbar. Insgesamt sind die morphologischen Differenzen aber relativ gering.

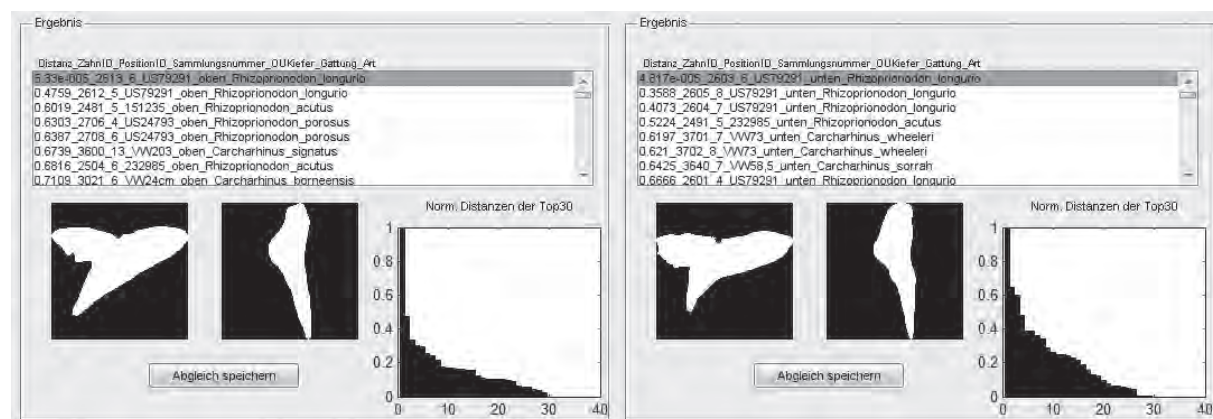


Abb. 141: AAM-Klassifikation für *Rhizoprionodon longurio*. (v.l.n.r.) Oberkiefer lateral, Unterkiefer lateral

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Rhizoprionodon porosus* (Abb. 142)

Die für die Gattung recht kräftig gebauten Oberkieferzähne von *Rhizoprionodon porosus* differenzieren markant gegen die vergleichbaren Zähne der anderen Gattungsglieder. Die Zuordnung durch die AAM erfolgt entsprechend der Kieferpositionen und der jeweiligen

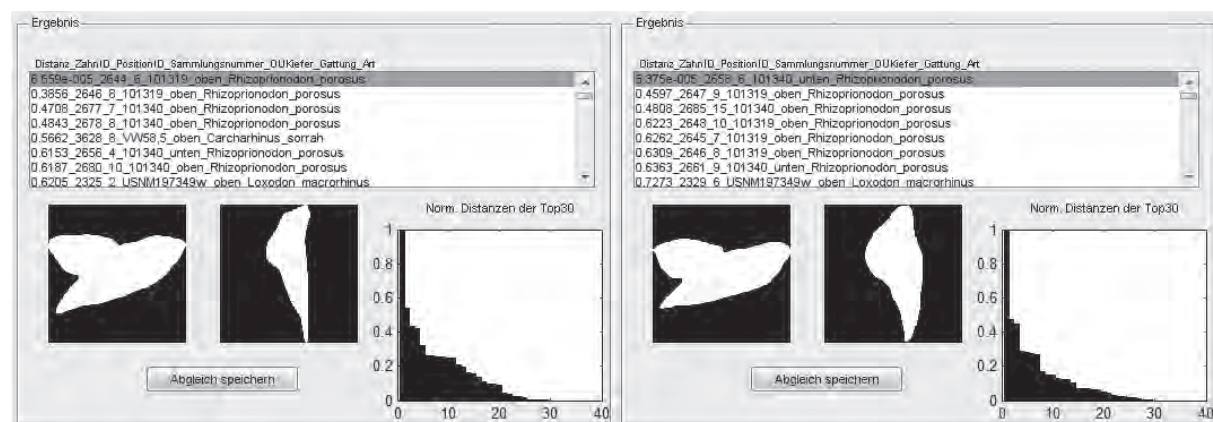


Abb. 142: AAM-Klassifikation für *Rhizoprionodon porosus*. (v.l.n.r.) Oberkiefer lateral, Unterkiefer lateral

Nachbarschaft. Gleiches gilt für die Zähne des Unterkiefers. Morphologische Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Individuen konnten nicht festgestellt werden.

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Rhizoprionodon terranovae* (Abb. 143)

Die Oberkieferbezahnung von *Rhizoprionodon terranovae* wird vor allem in Verbindung mit der Lateralansicht sicher zugeordnet. Parallelen existieren zu Zähnen gleicher Stellung von *Rh. acutus*. Signifikante Unterschiede bestehen zwischen den Zähnen männlicher und weiblicher Individuen. Ähnliches gilt für die Unterkieferzähne. Hier sind die lateralen Zähne männlicher Vertreter, morphologisch mit Zähnen vergleichbarer Stellungen von *Rh. lalandii* und *Rh. porosus* vergleichbar. Die Unterkieferzähne der Weibchen sind hingegen wesentlich eigenständiger gebaut und werden sehr gut zugeordnet.

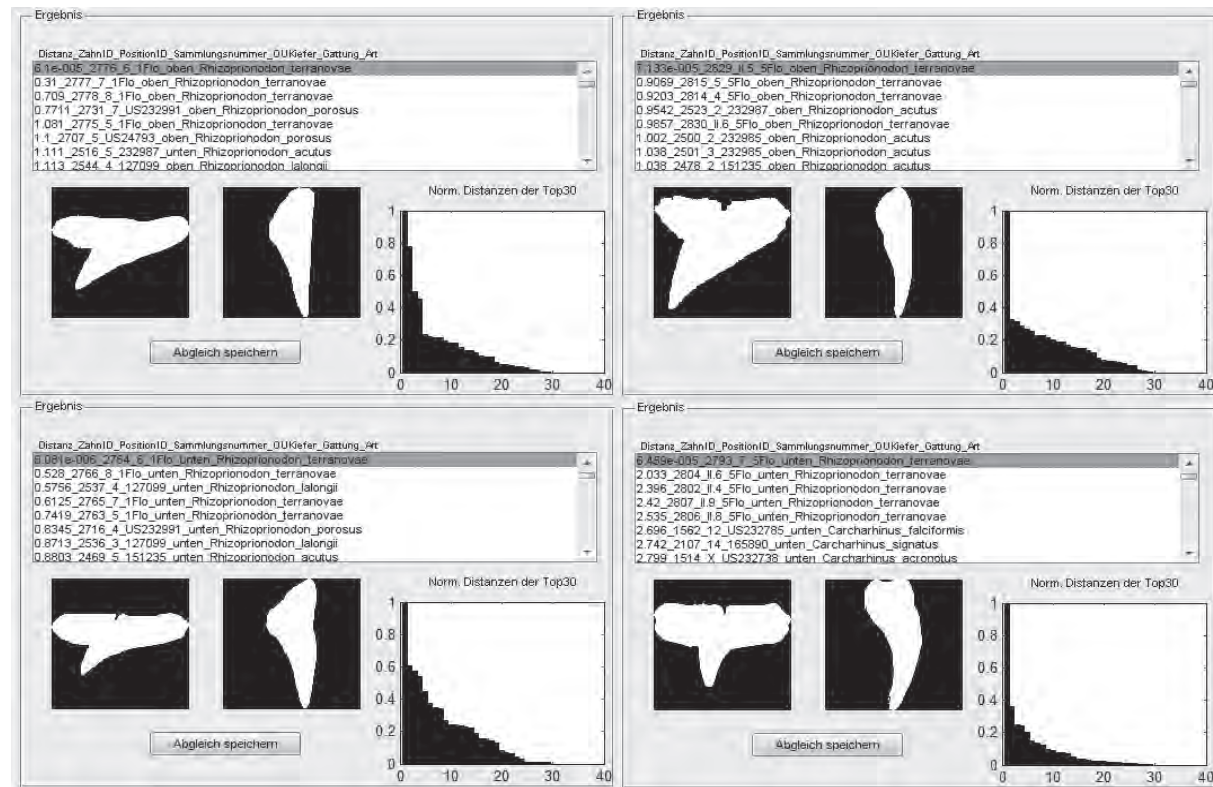


Abb. 143: AAM-Klassifikation für *Rhizoprionodon terranovae*. (v.l.n.r.) Oberkiefer lateral, Unterkiefer lateral

Ergebnisse der AAM-Klassifikation von *Scoliodon laticauda* (Abb. 144, 145?)

Die in Ober- und Unterkiefer ähnlich ausgebildeten Zähne von *Scoliodon laticauda* zeigen beste artspezifische Attribute und wurden von der AAM deutlich, der nachbarschaftlichen Position

entsprechend, zugeordnet. Verwechslungen sind am ehesten bei Unterkieferzähnen möglich. Hier besteht morphologische Verwandtschaft zu verschiedenen Arten der Gattung *Rhizoprionodon*.

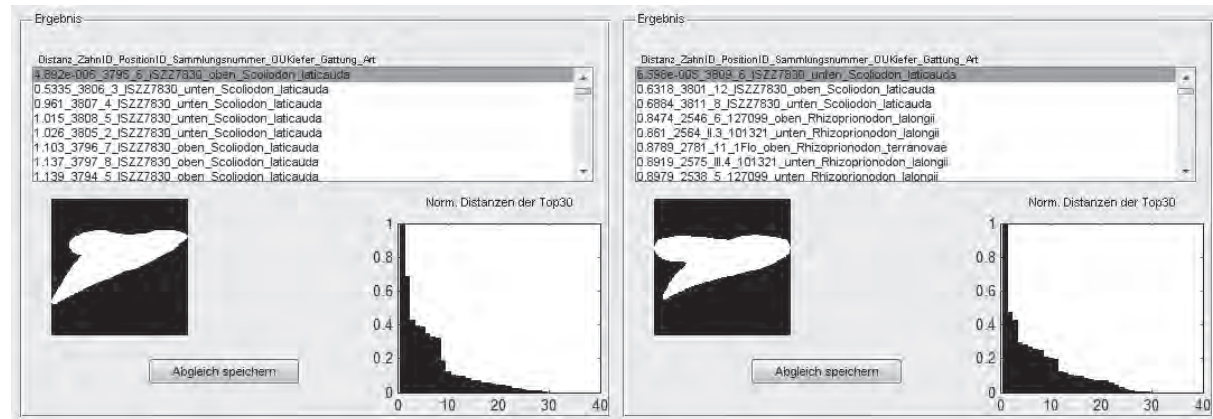


Abb. 144: AAM-Klassifikation für *Scoliodon laticauda*. Oberkiefer lateral, Unterkiefer lateral

Die unter der Slg.Nr. US110225 aufgeführten Belege aus dem Department of Ichthyology des National Museum of Natural History Smithsonian Institution Washington DC scheinen entgegen der Inventarisierungsnummer nicht zu dieser Spezies zu gehören (Abb. 145). Die Analyse ergab, dass jene Zähne, vor allem in den artspezifisch aussagekräftigen anterolateralen Oberkieferpositionen, überwiegend zu *Carcharhinus falciformis* sortiert wurden und allem Anschein nach, zu jener Spezies zugehörig sind. Dieses Beispiel unterstreicht besonders eindrücklich die Wirksamkeit der taxonomischen Klassifikation, mittels der präsentierten morphometrischen Methode. Es ist daher davon auszugehen, dass der weitere Ausbau jener Methode die systematische Arbeit, sowohl der Rezentichthyologie als auch der Paläoichthyologie, im Bezug auf die morphologische Charakterisierung von Haizähnen und Beschreibung deren morphologischen Eigenheiten, erleichtern wird. Gerade für Schnelltests stellt die AAM ein leicht anzuwendendes Analyseinstrument dar.

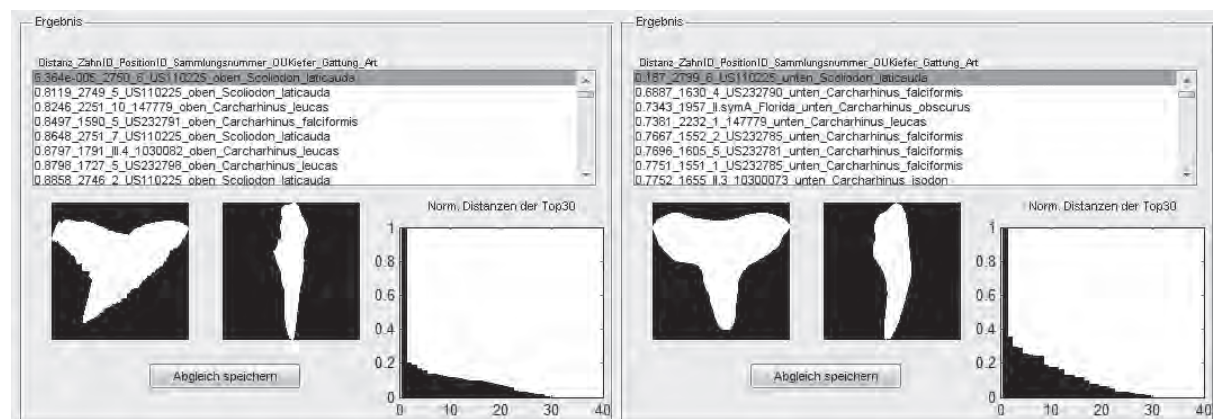


Abb. 145: AAM-Klassifikation für Slg.Nr. US110225. (v.l.n.r.) Oberkiefer lateral, Unterkiefer lateral

2.2. Zusammenfassung

Die Klassifizierung der rezenten Zähne belegt eindrücklich, wie stark die morphologischen Überschneidungen, sowohl innerartlich, als auch zwischen den verschiedenen Arten und Gattungen sind. Besonders die Zähne posteriorer Kieferstellungen zeigen speziesübergreifend eine klare Annäherung der morphologischen Attribute. Dabei nimmt die Potenz der Artspezifika mit zunehmender Zahnposition in Richtung Kommisur ab und zeigen die Zähne des Unterkiefers generell schlechtere morphologische Alleinstellungsmerkmale als jene des Oberkiefers. Diese Einschätzung ergibt sich aber erst aus der Betrachtung der ersten zehn Positionen des Klassifikationsrankings. Betrachtet man ausschließlich die primär korrekt zugeordneten Zähne, also jene, die an erster Stelle der Rankingliste stehen (nach dem untersuchten Zahn), so sind in einigen Fällen die Unterkieferzähne sogar deutlich besser korrekt klassifiziert worden als die Oberkieferbezahnung. Wesentlich bessere Artspezifika der Unterkieferzähne zeigen *C. altimus*, *C. amblyrhynchos*, *C. fitzroyensis*, *C. tilstoni* und *C. wheeleri*. Meistens sind jedoch die Zähne mit den markantesten Eigenschaften die funktionsmorphologisch am stärksten gebrauchten Anterolateralzähne des Oberkiefers mit den Kieferpositionen 3 bis 8. Zähne dieser Stellungen lassen sich zumindest auf Gattungsebene gut differenzieren. Spezies mit deutlich über 60 Prozent korrekter Zuordnungsrates sind: *Carcharhinus leucas*, *C. obscurus*, *C. cautus*, *Galeocerdo cuvier*, *Rhizoprionodon lalandii* und *Scoliodon laticauda*. Bei *C. amblyrhynchoides* ist die Bezahnung des Unterkiefer deutlich darüber und jene des Oberkiefers knapp darunter klassifiziert worden. Besonders eindeutig wurden auch die Oberkieferzähne von *C. amboinensis*, *C. limbatus*, *Prionace glauca* und *Negaprion brevirostris*, sowie die Unterkieferzähne von *C. fitzroyensis* und *Rhizoprionodon porosus* korrekt zugeordnet. Insgesamt ist aus der Tabelle der Primärzuweisungen der Zähne (Tab. 1) ein markanter Trend gehäufte Gruppenklassifizierung zu erkennen. Das bedeutet, dass vor allem innerhalb der Großgruppen morphologische Überschneidungen auftreten. Ganz besonders stark ist dies für die *Leucas*-Gruppe, die *Sealei*-Gruppe, die *Isodon*-Gruppe und die *Rhizoprionodon*-Gruppe zu festzustellen. Hier bleiben die falsch zugewiesenen Posten größtenteils im Bereich der Großgruppe. Fehlzusammenordnungen außerhalb der Großgruppen beziehen sich meist auf Zahnpositionen des Anteriorbereiches, sowie auf anteriore und posteriore Positionen. Insgesamt kann festgestellt werden, dass eine Klassifikation einzelner Zähne carcharhinider Selachier mit Hilfe einer automatisierten algorithmischen Morphometrie prinzipiell möglich ist, die prozentuale Verteilung der korrekten Zuweisung von Spezies zu Spezies aber enorm schwankt und stark abhängig von der Position des untersuchten Zahnes ist.



3. AAM-Klassifikation fossiler Carcharhinidenzähne

Im abschließenden Teil der Untersuchungen, wurden die im Rahmen dieser Arbeit zur Verfügung stehenden fossilen Belege, morphometrisch mit den Datenbankeinträgen der rezenten Vertreter abgeglichen. Die Ergebnisse wurden für die jeweiligen Gattungen separat in Gruppen analysiert. Eine weitere Unterscheidung wurde bezüglich der Spezies und der verschiedenen Lokalitäten vorgenommen. Unterschiede und Gemeinsamkeiten der Zahnmorphologie, sowohl innerhalb als auch zwischen den Arten, sowie habitat- bzw. populationsspezifische Eigenschaften, konnten auf diese Weise untersucht werden.

3.1. Klassifikation der einzelnen Fossilgattungen

Klassifikationsergebnisse der Gattung *Abdounia* (Tafel 1-5)

Die fossilen Belege von *Abdounia beaugei* der verschiedenen Lokalitäten der Schwarzmeerhalbinsel Krim, zeigen besonders häufig morphologische Gemeinsamkeiten mit der rezenten Art *Carcharhinus signatus*, und auch die Zähne von *Abdounia sp.* aus Bachthisarai werden mit *C. signatus* in Verbindung gebracht. Zusätzlich sind aber auch Zähne von *Carcharhinus isodon* oder verschiedener *Rhizoprionodon*-Arten den *Abdounia*-Zähnen der Krim ähnlich. Die an den identischen Lokalitäten nachgewiesene Art *Abdounia lappierei*, mit ihren extrem hohen und aufgerichteten Kronen, entspricht eher Anterolateralzähnen des Unterkiefers von *Priomace glauca*, zeigt aber auch Affinitäten zu Anteriorzähnen von *C. longimanus*, *C. leucas* oder *Negaprion brevirostris*. Dies gilt auch für *Abdounia sp.* der Lokalität Bachthisarai mit der Slg.Nr. DL080. Allerdings fehlt allen genannten rezenten Spezies die prominente Serrulation auf den Kronenschultern, in Form kräftiger Nebenzähne. Jene moderne Spezies, die solche Attribute besitzt und innerhalb der rezenten Carcharhinidae eigentlich die stärkste morphologische Verwandtschaft aufweisen sollte, ist *Triaenodon obesus*. Leider war es während der Datengewinnungsphase nicht möglich, einzelne Zähne oder Kiefer zur Präparation zu gewinnen, da *Triaenodon* in den zoologischen Sammlungen relativ selten ist. Hier sollte zukünftig besondere Aufmerksamkeit auf die Gewinnung solcher Belege gelegt werden. Vor diesem Hintergrund erscheint es nicht nur gewagt, sondern regelrecht unseriös, die Klassifikationsergebnisse auf taxonomische Verwandtschaftsverhältnisse zu übertragen. Wohl aber ist es legitim, die morphologische Verwandtschaft auf funktionsmorphologische Prinzipien zurückzuführen. Das bedeutet, dass für *Abdounia beaugei* mit hoher Wahrscheinlichkeit vergleichbare Beuteschemata existiert haben müssen wie für *C. signatus* oder *C. isodon*. Demnach würde es sich



um mittelgroße bis große Haie handeln, deren Lebensraum küstennah an den Schelfen der Kontinentalränder zu lokalisieren ist. Im relativ flachen, maximal bis zu 100 m tiefen Jagdrevier stellten sie mittelgroßen Knochenfischen und Krebstieren, sowie Tintenfischen nach. Ähnlich verhält es sich bei den amerikanischen Vertretern, der Lokalitäten aus Virginia, *Abdounia enniskilleni* und *Abdounia claibornensis*. Hier bezieht sich die Formverwandtschaft von *A. enniskilleni* vor allem auf *Negaprion brevirostris* und *Carcharhinus longimanus*, wobei auch eine gewisse Unterscheidung von Ober- und Unterkieferzähnen möglich ist. *Abdounia claibornensis* entspricht hingegen in seiner äußeren Form den Oberkieferzähnen von *Carcharhinus leucas*. Auch hier muss darauf hingewiesen werden, dass mit *Triaenodon obesus*, die morphologisch am nächsten stehende rezente Spezies, nicht in der Datenbank vertreten ist. Somit sind die Assoziationen unter Vorbehalt zu betrachten, da wichtige artspezifische Attribute, wie die kräftigen Nebenzähne, nicht mit betrachtet wurden. Die Klassifikationsergebnisse zeigen eine deutliche Unterscheidung der amerikanischen und osteuropäischen Populationen. Wie die taxonomischen Beziehungen zwischen den deutlich älteren *Abdounia*'s der Krim und den jüngeren Verwandten Nordamerikas aussehen, lässt sich mit der geringen Menge an Zähnen fossiler Vertreter, nicht näher beleuchten.

Klassifikationsergebnisse der Gattung *Carcharhinus* (Tafel 6-9)

Als fossile Vertreter der Gattung *Carcharhinus* konnten ausschließlich Belege der nordamerikanischen Atlantic Coastal Plains mit Hilfe der AAM klassifiziert werden. Für andere Lokalitäten lagen entweder keine Nachweise vor, oder deren Erhaltungszustand war schlichtweg zu schlecht um diese morphologisch mit der Datenbank abgleichen zu können. Auffällig war, dass beinahe alle getesteten fossilen *Carcharhinus*-Arten Nordamerikas mit den gleichen rezenten Spezies assoziiert wurden. Besonders deutlich wird dies bei *Carcharhinus egertoni*, dessen Zähne vornehmlich der rezenten Spezies *Carcharhinus leucas* und der im Bezug auf die Zahnmorphologie sehr ähnlichen Spezies *Carcharhinus longimanus* zugeordnet wurde. Hierbei erfolgte auch eine sehr signifikante Unterscheidung in Ober- und Unterkieferzähne. So wurde beispielsweise der Zahn mit der Slg.Nr. S241(P58) überwiegend Oberkieferzähnen von *C. leucas* zugeordnet, der Zahn mit der Slg.Nr. S242(P58) hingegen Unterkieferzähnen, ebenfalls von *C. leucas*. Die Slg.Nr. S244(P58) tendiert eher zu Zähnen des Unterkiefers von *C. longimanus*, obwohl die morphologischen Unterschiede zwischen den beiden rezenten Spezies, wie beschrieben ohnehin gering sind. Parallelen bestehen auch zu Unterkieferzähnen von *C. obscurus*, wie der Zahn mit der Slg.Nr. S239(P58) beweist. Der als *Carcharhinus gilmorei* beschriebene Zahn, S245(P67), wird von der AAM kaum von *Carcharhinus egertoni* unterschied-



den und ebenso mit *C. leucas*, *C. longimanus* und *C. obscurus* assoziiert. Die Belege von *Carcharhinus elongatus* aus der Old Church Formation von Virginia oder der Ashley Formation von South Carolina, differenzieren mit ihren morphologischen Attributen unwesentlich stärker als die zuvor genannten Arten und sind zusätzlich zu den bereits aufgeführten *C. leucas*, *C. longimanus* und *C. obscurus*, auch mit Oberkieferzähnen von *C. perezi*, *C. signatus* oder *C. isodon* formverwandt. Etwas abseits steht der Zahn mit der Slg.Nr. S236(P58). Dieser als *Carcharhinus priscus* geführte Zahn, wurde durch die AAM verstärkt mit *Carcharhinus brevipinna* und etwas untergeordnet auch mit *Carcharhinus tilstoni* assoziiert. Zusammenfassend kann für die fossilen Vertreter der Gattung *Carcharhinus* festgestellt werden, dass eine erhöhte morphologische Affinität zu Zähnen der *Leucas*-Gruppe, wie sie in dieser Arbeit formuliert wurde, besteht. Eine Zuordnung gemäß der Kieferposition ist ebenfalls gegeben. Funktionsmorphologisch betrachtet, sollten demnach die prähistorischen Ahnen eine ähnliche Lebensweise wie deren moderne Verwandte gehabt haben. Sie lebten demnach schelfnah in den Küstenregionen und ernährten sich von Knochenfischen. Sogar Seevögel und kleinere Meeressäuger könnten zu ihrem Beutespektrum gehört haben.

Klassifikationsergebnisse der Gattung *Galeocerdo* (Tafel 10-19)

Die Klassifikation der ältesten Vertreter dieser Gattung aus dem Eozän der Krim und Kasachstans, *Galeocerdo latidens*, zeigt, dass die Ausbildung der für moderne Tigerhaie typischen artspezifischen Formmerkmale bei den eozänen Vertretern noch nicht oder erst in Ansätzen ausgebildet ist. Je nach Kieferposition zeigen die Zähne, neben den zu erwartenden Assoziationen zum modernen *Galeocerdo cuvier*, auch morphologische Parallelen zu *Carcharhinus signatus* und *Carcharhinus falciformis* bei anterolateralen Positionen, sowie zu *Carcharhinus leucas* und *Carcharhinus longimanus* in posterolateralen Stellungen. Posteriore Zähne haben sogar morphologische Ähnlichkeiten mit Zähnen diverser *Rhizoprionodon*-Arten oder zu *Loxodon*-Zähnen gleicher Kieferstellung. Die Zähne der wesentlich jüngeren *Galeocerdo latidens* aus Virginia und North-Carolina differenzieren sich hingegen ihrerseits deutlich von den osteuropäischen Verwandten. Innerhalb der AAM-Datenbank werden diese wesentlich stärker *C. leucas*, *C. falciformis* und nicht zuletzt auch *Galeocerdo cuvier* zugeordnet. Die als Übergangsform zwischen *Galeocerdo latidens* und *Galeocerdo cuvier* angesehene Art *Galeocerdo aduncus*, zeigte überraschenderweise deutlich stärkere morphologische Affinitäten zu *Carcharhinus signatus* als zu *Galeocerdo cuvier*. Auf ähnliche Weise überrascht die Zuordnung der stammesgeschichtlich vergleichsweise jungen Spezies *Galeocerdo casei*. Vor allem die anterolateralen Zähne wurden sehr häufig Oberkieferzähnen ähnlicher Position von *Carcharhinus leucas* und



Carcharhinus longimanus zugeordnet. Lediglich die als posteriore Zähne aufzufassenden Exemplare zeigten klare Affinitäten zu *Galeocerdo cuvier*. Hier scheint es nicht vermessen, die Zugehörigkeit der einzelnen Vertreter zur Gattung *Galeocerdo* generell in Frage zu stellen. Eine eindeutige und beinahe einhundertprozentige Identifizierung mit dem modernen *Galeocerdo cuvier*, erfolgte ausschließlich bei den fossilen, als zu *G. cuvier* gehörig bestimmten Zähnen der US Coastal Plains. Bezüglich des Lebensraumes und der ökologischen Einnischung der verschiedenen *Galeocerdo*-Vertreter, muss man nun aber wieder klar differenzieren. Während die miozänen und pliozänen *G. cuvier* eindeutig die Lebensweise der modernen Nachfahren als klassische Beuteopportunisten und Kosmopoliten teilen, müssen für die anderen Vertreter auch die Beutespektren anderer Haie in Betracht gezogen werden. So wird die Wahl der Beute bei *Galeocerdo latidens*, *Galeocerdo aduncus* und *Galeocerdo casei* deutlich spezialisierter gewesen sein und eher der des Atlantischen Nachthaies, *Carcharhinus signatus* oder jener sub-adulter Bullenhaie (*Carcharhinus leucas*) entsprochen haben. Wie diese jagten die prähistorischen *Galeocerdo*-Arten wahrscheinlich küstennah bis in Tiefen von 50 bis 100 m vor allem nach mittelgroßen Knochenfischen und Krebstieren, Im Fall von *Galeocerdo casei* womöglich aber auch nach Meeressäugern.

Klassifikationsergebnisse der Gattung *Negaprion* (Tafel 21)

Die fossilen Nachweise von *Negaprion eurybathrodon* wurden durch die AAM durchweg sehr sicher und eindeutig mit den Zähnen moderner Zitronenhaie korreliert. Dabei erfolgte die Zuordnung auch bezüglich der monognathischen oder dignathischen Position sehr selektiv, so dass ohne weiteres auch die Zugehörigkeit zu Ober- und Unterkiefer bzw. zu anterioren oder posterioren Kieferbereichen abgeleitet und zur Bewertung der fossilen Zähne zu Rate gezogen werden kann. Am ehesten wäre eine fehlerhafte Korrelation zu Zähnen ähnlicher Lage von *Carcharhinus longimanus* möglich, mit zusätzlich erhöhter Datendichte ist diese Fehlerquelle aber nahezu auszuschließen.

Klassifikationsergebnisse der Gattung *Physogaleus* (Tafel 34-43)

Die als *Physogaleus tertius* bestimmten Zähne von Prolom wurden durch die AAM vorrangig mit *Rhizoprionodon*-Arten, vor allem *Rh. porosus*, und *Negaprion brevirostris* assoziiert. Untergeordnet, vor allem bei anterioren und posterioren Zähnen, erfolgte auch eine Assoziation zu *Carcharhinus leucas* und *Carcharhinus longimanus*. Betrachtet man aber die enorm prominente mediointerne Expansion der Wurzel von *Physogaleus tertius* genauer und bezieht speziell die

Analyse der lateralen Ansichten gesondert mit in die Bewertung ein, so ergibt sich eine deutlich stärkere Affinität mit den *Rhizoprionodon*-Arten, deren mediointerne Expansion ähnlich gestaltet ist. Die stratigrafisch etwas jüngeren Vertreter von *Physogaleus tertius* aus der Piney Point Formation Virginias, zeigen etwas deutlichere morphologische Parallelen zu Spezies der *Rhizoprionodon*-Gruppe, als deren ukrainische Vetter. Neben *Rhizoprionodon porosus*, spielt bei den Belegen mit den Slg.Nr. S446 (P25) und S447 (P25), auch *Loxodon macrorhinus* und *Rh. terranova* bei der Korrelation eine Rolle. Das Exemplar mit der Slg.Nr. S16 P25 hingegen zeigt keine klare Zuordnungsmöglichkeit und wird neben *Scoliodon laticauda* und *Rh. porosus* unter anderem mit *C. leucas*, *C. longimanus*, *C. falciformis* und *C. signatus* verglichen. Insgesamt zeigen, im Falle von *Physogaleus tertius*, die amerikanischen und die osteuropäischen Populationen klare Formverwandtschaft, wobei auch eine phylogenetische Weiterentwicklung anhand der morphologischen Unterschiede erkennbar ist. Als naher Verwandter von *Physogaleus tertius*, wird *Physogaleus latus* aufgefasst. Dessen nordamerikanischen Vertreter wurden, nur im Fall der Zähne mit den Slg.Nr. S229(P35) und S232(P35), morphologisch Vertretern der *Rhizoprionodon*-Gruppe zugeordnet. Für die anderen Belege erscheint die Klassifizierung etwas konfuser, wobei Zähne von *Carcharhinus signatus*, *Carcharhinus obscurus* und *Carcharhinus falciformis*, neben denen der *Rhizoprionodon*-Arten, eine engere Formverwandtschaft aufzeigen. Für die verwandten Artgenossen auf der anderen Seite des Atlantiks, aus den Braunkohlentagebauen Cospuden und Espenhain des Leipziger Südraumes, ergibt sich ein etwas anderes Bild. Die fossilen Zähne von *Physogaleus latus*, jener Fundstätten, erscheinen allgemein etwas kräftiger und korrelieren stärker zu Zähnen von *Carcharhinus leucas*, *Carcharhinus longimanus* und ebenfalls zu *Carcharhinus signatus*. Der Zahn mit der Slg.Nr. Cos 74 weist zusätzlich morphologische Parallelen zu *Negaprion brevirostris* auf. Die Konzentration auf die laterale Seitenansicht rückt schließlich auch bei den mitteldeutschen Zähnen die Vertreter der *Rhizoprionodon*-Gruppe wieder verstärkt in den Formverwandtschaftskreis. Insgesamt gibt es morphologische Unterschiede zwischen den beiden transatlantischen Populationen, die auf den ersten Blick kaum ersichtlich sind, durch die morphometrische Analyse mit Hilfe der AAM aber deutlich werden. Der letzte Vertreter der Gattung, *Physogaleus latecuspidatus*, ähnelt morphologisch stark Zähnen von *Rhizoprionodon porosus*, *Rhizoprionodon acutus* und *Rhizoprionodon lalandii*, aber auch etwas untergeordnet Zähnen von *Carcharhinus signatus*, *Carcharhinus falciformis* und weiteren *Carcharhinus*-Arten. Insgesamt muss festgestellt werden, dass beispielsweise *Physogaleus tertius* eine Formgattung darstellt, der viele verschiedene Zahnformen eingegliedert wurden. Mit dem Hintergrund der enormen innerartlichen Variation bei den meisten Arten carcharhinider Haie, erscheint es mitunter schwer nachvollziehbar, dass Differenzierungen in die einzelnen Spezies vorgenommen werden. Es empfiehlt sich daher

ein System der funktionsmorphologischen Klassifizierung einzuführen, dass Zähne einzig anhand ihrer Funktionsmorphologie in verschiedene Großgruppen sortiert, da sich intra- und interspezifische Variationen der Zahnmorphologie überschneiden und durchdringen, so dass man allein anhand einzelner Zähne, nicht feststellen kann, ob innerartliche Varianz oder bereits artliche Differenz vorliegt.

Klassifikationsergebnisse der Gattung *Physodon* (Tafel 21-33)

Bei den fossilen Zähnen von *Physodon contortus* der Krim und Kasachstans handelt es sich nach gegenwärtigem Kenntnisstand um die ältesten Nachweise dieser Spezies weltweit. Der morphometrische Abgleich dieser Zähne mit den rezenten Zähnen der AAM-Datenbank ergab folgende Zuordnungen. Die sehr hohen und aufrechten Zähne die im allgemeinen als Zähne anteriorer Kieferpositionen betrachtet werden, wurden am häufigsten mit Zähnen anteriorer Stellung von *Carcharhinus signatus* und *Prionace glauca* korreliert. Etwas untergeordnet zeigen auch Anteriorzähne diverser *Rhizoprionodon*-Arten, wie *Rh. longurio*, *Rh. acutus* und *Rh. terranova*, sowie Zähne von *Negaprion brevirostris* und *Carcharhinus falciformis* ähnliche morphologische Eigenschaften. Die Silhouette der lingualen Aufsicht wird am besten von *Carcharhinus signatus* wiedergegeben. Misst man der lateralen Ansicht größeren Einfluss auf das Klassifikationsergebnis bei, so rücken die *Rhizoprionodon*-Vertreter stärker in den Vordergrund. Kurios erscheint, dass sogar die als Symphysenzähne zu betrachtenden Belege, ebenfalls als Symphysenzähne von *Carcharhinus signatus*, klassifiziert wurden. Kurios erscheint dies insofern, da es bislang als unmöglich galt, Symphysenzähne korrekt taxonomisch zuzuordnen, da diese kaum artspezifische Merkmale aufweisen. Hier bietet die AAM-Datenbank womöglich bessere Möglichkeiten zur generischen Klassifizierung, als die bisherige Arbeitsweise der klassisch deskriptiven Analyse. Rückt man nun in der Betrachtung der Zahnfolge auf dem Kieferast weiter in Richtung Kommissur vor, so wird deutlich, dass die lateralen Zähne zunehmend stärkere morphologische Parallelen mit *Rhizoprionodon* und *Negaprion* aufweisen. Es kristallisiert sich heraus, dass jene Zähne, deren Kronen besonders stark sigmoidal geschwungene Kronenspitzen aufweisen, eher zu *Carcharhinus signatus* tendieren, jene mit geradlinigem Verlauf deutlich mit *Rhizoprionodon* (*acutus*, *longurio*, *terranova*) und *Negaprion* korrelieren. Bei den Posteriorzähnen werden schließlich vorrangig Zähne vergleichbarer Kieferstellung von Spezies der *Rhizoprionodon*-Gruppe als morphologisch ähnlich kategorisiert. Sowohl *Scoliodon laticauda* (*Physodon* contort.22Prol Lut vis 2), *Loxodon macrorhinus* (*Physodon* contort.16xProl Konz 4) als auch *Rhizoprionodon terranova* (*Physodon* contort.22Prol Lut vis 4), *Rhizoprionodon longurio* und *Rhizoprionodon porosus* (*Physodon* contort.Prol 79x 1) belegen stets die vordersten



Plätze des Klassifikationsrankings. Bei den westatlantischen Verwandten der US Coastal Plains, bestätigt sich das Klassifikationsschema der osteuropäischen Zähne weitestgehend. Etwas stärker tritt hier aber der morphologische Charakter von *Carcharhinus falciformis* in Erscheinung, vor allem bei anterolateralen Zähnen. Die amerikanischen Zähne sind insgesamt etwas kräftiger und weniger schlank als jene der osteuropäischen Artgenossen, deren artliche Verwandtschaft ist aber unumstritten. Bezüglich der Diskussion ihrer Gattungszugehörigkeit sei auf LEDER (2013) verwiesen und die Anmerkung erlaubt, dass in den Fundstätten der Krim und Kasachstans keine Nachweise von *Galeocерdo aduncus* erbracht werden konnten und somit die Betrachtung der Zähne von *Physodon contortus* und *Galeocерdo aduncus* als Bestandteile einer dignathen oder sexuellen Heterodontie nicht haltbar ist.

Klassifikationsergebnisse der Gattung *Pterolamiops* (Tafel 44)

Für die Spezies *Pterolamiops longimanus* wurden vier Zähne der Yorktown Formation aus der Lee Creek Mine North-Carolinas zur morphometrischen Untersuchung herangezogen. Für alle vier Zähne bestätigte sich die enge morphologische Verwandtschaft von Zähnen des Weißspitzenhochseehaies, *Carcharhinus longimanus*, und des Bullenhai, *Carcharhinus leucas*. Da die Bezeichnung *Pterolamiops longimanus* ein älteres Synonym für den rezenten *Carcharhinus longimanus* ist, verwundert es auch nicht, dass die fossilen Zähne eine ausgesprochen starke morphologische Verwandtschaft zu den Zähnen rezenter Weißspitzenhochseehaie aufweisen. Deutlich wird aber auch, dass die Zähne von *Carcharhinus leucas* in allen Fällen die klar bessere Übereinstimmung der morphologischen Attribute zeigen. Vor allem der leichte Knick der mesialen Schneidekante im letzten Drittel der Kronenhauptspitze weist die fossilen Zähne stärker als Formverwandte der Zähne von *Carcharhinus leucas* aus. Auffällig ist, dass ebenso die monognathe Reihenfolge hervorragend vom morphometrischen Analyseprogramm wiedergegeben wird und klar zwischen anterioren und posterioren Zähnen unterschieden werden kann. Offensichtlich wird ebenso die ontogenetische Differenzierung angezeigt, was am Beispiel, vom demnach juvenilen Zahn mit der Slg.Nr. S251(P57), demonstriert wird. Die Nachweise von *Pterolamiops* stehen nach den morphometrischen Analysen den modernen Bullenhaien näher als den Weißspitzenhochseehaien. Entsprechende Vermutungen wurden schon von MÜLLER (1999) geäußert und die größere Affinität zu Haien der "Bull Shark Group" vermutet. Der damals festgestellten Schwierigkeit bei der Bestimmung posterolateraler und posteriorer Zähne und die vermutete häufige Verwechslung mit Zähnen von *Carcharhinus leucas*, kann mit dem hier präsentierten morphometrischen Analyseprogramm begegnet werden. Der zukünftige Ausbau der Datenbank und



die damit verbesserte Datendichte erlaubt auch hier eine deutlich verbesserte taxonomische Zuordnung isolierter fossiler Zähne. Das gesamte Spektrum der innerartlichen Varianz abzudecken, ist Aufgabe der weiteren Bemühungen und wird helfen die bereits detektierten artspezifischen Merkmale weiter zu definieren.

Klassifikationsergebnisse der Gattung *Rhizoprionodon* (Tafel 45-46)

Für die Gattung *Rhizoprionodon* lagen lediglich Exemplare der US Coastal Plains vor. Die Zahnmorphologie von *Rhizoprionodon fischeuri* wurde von der AAM überwiegend mit Zähnen von *Rhizoprionodon porosus*, sowie mit Zähnen der eng verwandten *Rhizoprionodon terranova* und *Rhizoprionodon acutus* korreliert. Zwar taucht in der Klassifikationsliste an erster Stelle stets ein Zahn von *Carcharhinus longimanus* auf, allerdings ist jener posteriore Oberkieferzahn, mit der Slg.Nr. US196028 und der Kieferposition 9, allem Anschein nach ein pathogen verformter Zahn, der nicht der üblichen Form von Zähnen dieser Stellung bei *Carcharhinus longimanus* entspricht. Insofern muss diese Zuordnung heraus gefiltert werden. Die morphologische Verwandtschaft zu den daraus folgenden, am besten übereinstimmenden Zähnen, der genannten *Rhizoprionodon*-Arten ist offensichtlich. Lediglich der Anteriorzahn mit der Slg.Nr. S260(P52) entspricht nicht der Form der Anteriorzähne, wie sie für *Rhizoprionodon porosus*, *acutus* oder *terranova* typisch wären. Insofern ist dessen Zugehörigkeit zu *Rhizoprionodon fischeuri* fraglich. Gänzlich anders verhält es sich mit dem als *Physogaleus sp.* bezeichneten Zahn mit der Slg.Nr. Akkaja ob. Hor. 188. Jener Zahn wird morphometrisch als verwandt mit *Rhizoprionodon terranova*, *porosus* und *lalandii* betrachtet und aus diesem Grund gemeinsam mit den Vertretern der fossilen Zähne von *Rhizoprionodon aff. terranova* der US Coastal Plains aufgeführt. Diese zeigen im Gegensatz dazu wesentlich größere morphologische Affinitäten zu *Rhizoprionodon porosus*, *Rhizoprionodon acutus* und *Rhizoprionodon longurio* als zu *Rhizoprionodon terranova*. Insofern ist deren taxonomische Zuordnung ebenfalls fraglich. Da bei *Rhizoprionodon* die morphologische Varianz auf Gattungsebene aber relativ gering, innerartlich hingegen recht groß ist, sollten die untersuchten fossilen Nachweise besser in offener Nomenklatur als *Rhizoprionodon sp.* geführt werden oder gemeinsam als Morphospezies *Rhizoprionodon fischeuri*. Zusammenfassend ist festzustellen, dass isolierte Zähne der Gattung *Rhizoprionodon* sehr gut und eindeutig als solche, mittels des morphometrischen Analyseprogramms innerhalb der AAM-Datenbank, zugeordnet werden konnten. Dies bestätigt noch einmal die Wirksamkeit der hier vorgestellten morphometrischen Methode zur taxonomischen Klassifizierung isolierter fossiler Zähne carcharhinider Selachier.



3.2. Fazit

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die in Kapitel 1, Abschnitt 3.2. gestellten Schlüsselfragen zu beantworten und die phylogenetische und taxonomische Bedeutung der zahnmorphologischen Merkmale zu evaluieren. Die einleitende Frage, ob es möglich ist, carcharhinide Haie allein mit Hilfe zahnmorphologischer Merkmale zu identifizieren und diese Merkmale für systematische Zwecke zu verwenden, kann klar und eindeutig bejaht werden. Allerdings steht der Erfolg der systematischen Zuordnung in direkter Abhängigkeit zur Zahnposition und zur betrachteten Spezies. Die genauere Auseinandersetzung mit dieser Problematik liefert auch die Antwort zur zweiten Schlüsselfrage bezüglich des Einflusses ontogenetischer, sexueller und intraspezifischer Heterodontie auf die taxonomische Aussagekraft. Es wurde klar belegt, dass die verschiedenen Niveaus der Heterodontie die Eindeutigkeit der taxonomischen Klassifizierung behindern und begrenzen. Morphologische Überschneidungen existieren derart, dass in vielen Fällen einzelne Zähne verschiedener Arten und Gattungen nicht von einander unterschieden werden können. Dies betrifft nicht nur, die in der Regel weniger artspezifisch aussagekräftigen Zähne extrem anteriorer und posteriorer Positionen, sondern alle Zahnstellungen, sowohl des Unter- als auch des Oberkiefers. Eine Ausnahme stellen in diesem Sinne die Zähne von *Galeocerdo cuvier* dar, die im gesunden und intakten Zustand, nicht mit Zähnen anderer Spezies carcharhinider Haie verwechselt werden können. Die fossilen Zähne jener Gattung zeigen auch auf bemerkenswerte Weise, dass es möglich ist, die artneubildende schrittweise Adaption der Kieferbezahnung innerhalb der phylogenetischen Linie zu erkennen, womit die dritte der Schlüsselfragen beantwortet wäre. Das entsprechende Rückschlüsse auch für die anderen Gattungen der Carcharhinidae zu ziehen sind, ist höchst wahrscheinlich und wird sich mit der zukünftigen Untersuchung zahlreicher weiterer Belege ergeben. Zumindest für die fossilen Gattungen *Physogaleus* und *Physodon* wurden entsprechende Hinweise gewonnen (Kapitel 5 Abschnitt 3.1.). Die Frage, ob es möglich ist anhand klassischer morphometrischer Methoden die Zähne aller Taxa, auch unter Berücksichtigung zahnmorphologischer Variationen korrekt generisch zugeordnet, muss klar verneint werden. Zum einen spielt bei der klassischen Morphometrie die manuelle Beeinflussung während der Datengewinnung eine solch große Rolle, und verfälschen subjektives Empfinden und Erfahrung die objektive Analyse morphologischer Attribute dermaßen, dass solche Methoden mit Vorsicht betrachtet werden müssen. Zum anderen sind die morphologischen Unterschiede der Zähne zwischen den verschiedenen Arten der Carcharhinidae teilweise so stark, dass ein gemeinsames



morphometrisches Modell, dass die manuelle Landmarksetzung als Grundlage hat, die morphologischen Feinheiten aller Spezies nicht zur Genüge beschreiben kann (Siehe Kapitel 1 Abschnitt 4 ff.). Aus diesen Gründen wurde eine neue Methode entwickelt, die mit Hilfe eines neu geschaffenen Programms zur automatisierten algorithmischen Morphometrie (AAM), die Zähne carcharhinider Haie, entsprechend einer speziellen, alle wesentlichen Merkmale betrachtenden Rechenroutine, autonom und völlig objektiv bewertet und mit einer entsprechenden Testdatenbank aus Referenzzähnen vergleicht. Diese neue Methode stellt als Grundlage die morphologischen Informationen der Zähne rezenter Carcharhinidae heraus und analysiert bzw. bewertet diese nach objektiven Gesichtspunkten. Zentrales Element dieser neuen morphometrischen Methode ist die Reduktion der Formdaten genormter binärer Zahnabbildungen in eine dreiaxige Sternform. Nach der Betrachtung und Diskussion einer Vielzahl von möglichen Ansätzen, wurde die Methode der Skelettierung mittels Kantenerosion als wirksamstes Werkzeug, der die Artspezifika erhaltenden Datenreduzierung, gewählt. Die Skelettierung und anschließende Beschreibung eines Objektes in Form von Graphen liefert im Ergebnis eine Distanztransformation, die auf wunderbar einfache Art und Weise die wesentlichen Formattribute der Zahnobjekte als lineares Skelett wiedergibt. Die gewonnene Datendichte der Distanztransformation ist im Vergleich zu den Rohabbildungen sehr gering. Trotzdem wurden die notwendigen artunterscheidenden Kriterien erfüllt. Zusätzlich wurden weitere, unterstützende Merkmale, wie Kontur, Symmetrie und Massivität der Zähne, in den Merkmalskomplex mit eingebunden. Somit konnten für alle 41 zur Verfügung stehenden rezenten Spezies, die wesentlichen und artspezifischen Merkmale beschrieben werden. Dabei wurde die Anwendung so konstruiert, dass der Merkmalskomplex variabel steuerbar ist und die Merkmalskombination fallspezifisch angepasst werden kann. Das angewandte Klassifikationsprinzip, in Form einer Rankingliste, lieferte anschließend sehr anschauliche Ergebnisse, indem es den Distanzwert des Merkmalskomplexes eines einzelnen zu testenden Zahnes, mit den entsprechenden Distanzwerten aller in der Datenbank enthaltenen Zähnen vergleicht und entsprechend der geringsten Distanzwertunterschiede die passendsten Zähne auflistete. Die besten Treffer, also die obersten Rankingpositionen, wurden dabei von den Zähnen mit den größten morphologischen Gemeinsamkeiten besetzt. Auf diese Weise wurden auf recht simple Art und Weise eigenständige Charakteristika und Formüberschneidungen aufgedeckt. Diese Informationen konnten auf ebenso einfache Weise direkt auf die Zähne fossiler Carcharhinidae übertragen werden, indem deren, auf gleiche Weise berechneten Distanzwerte, mit denen der rezenten Vertreter der Datenbank, abgeglichen wurden.

4. Schlussfolgerungen aus den zahnmorphologischen Untersuchungen

4.1. Allgemeine Schlussfolgerungen

Die gewonnenen Erkenntnisse aus den zahnmorphologischen Untersuchungen, legen die Notwendigkeit nahe, ein neues Klassifikationsprinzip zu initialisieren, dass stärker funktionsmorphologischen Attributen Rechnung trägt. Anlehnung wurde bei WHITNACK & MOTTA (2010) gesucht, allerdings ergab deren Untersuchung der Performance von Haizähnen für die carcharhiniden Vertreter lediglich zwei Szenarien. Zum einen den Cutting-Typus, wie er für die *Leucas*-Gruppe typisch wäre und zum anderen den Cutting-Clutching-Typus, wie er für beinahe alle anderen Carcharhinidae zutreffen würde. Diese recht eingeschränkte Kategorisierung entspricht nur unzureichend der wesentlich differenzierteren Analyse der vorliegenden Arbeit. Die bisherige, allein auf deskriptive, morphologische Beschreibung basierende taxonomische Einordnung fossiler Selachierzähne, führte zu einer enormen Anzahl an fossilen Spezies, die nach modernen morphometrischen Gesichtspunkten nicht haltbar ist. Die in der vorliegenden Arbeit dargebotene morphometrische Analyse rezenter carcharhinider Haizähne erbrachte eine enorme Bandbreite an morphologischen Überschneidungen und Durchdringungen, sowohl innerhalb der Arten als auch art- bzw. gattungsübergreifend, so dass man allein anhand einzelner Zähne, oft nicht feststellen kann, ob innerartliche Varianz oder bereits artliche Differenz vorliegt. Es empfiehlt sich daher, ein System der funktionsmorphologischen Klassifizierung einzuführen, welches Zähne einzig anhand ihrer Morphologie in verschiedene Großgruppen sortiert und intra- und interspezifische Variationen der Zahnmorphologie berücksichtigt. Ein solches Modell sollte sich an den in dieser Arbeit definierten Großgruppen orientieren und diese Informationen auf die fossilen Zähne übertragen. Dabei geht es nicht darum, die bestehenden fossilen Arten und Gattungen zu revidieren, da der Großteil davon wissenschaftlich etabliert und gebräuchlich ist. In weiterführenden Untersuchungen muss diese Klassifizierung nach Performance-Kriterien im Sinne von WHITNACK & MOTTA (2010) beleuchtet werden. Die Klassifikation nach funktionsmorphologischen Kriterien soll als unterstützendes Instrument aufgefasst werden, da es in paläontologischen Fragestellungen eher um die Beschreibung paläoökologischer Rahmenbedingungen geht, als um die Frage welchen Namen nun eine Spezies tragen sollte. In diesem Sinne ist es wichtiger herauszufinden, welches Habitat und welche ökologische Nische die Lebewesen besetzten, wie die Nahrungskette ausgesehen haben könnte und welche Rückschlüsse dadurch auf die Rekonstruktion des Lebensraumes, der Paläogeografie und des Paläoklimas gezogen werden können. Die neuerliche Betrachtung bestehender fossiler Spezies und Genera nach modernen morphometrischen Gesichtspunkten und unter Zuhilfenahme der automatisierten algorithmischen Morphometrie,

hilft dabei, die bestehende Taxonomie zu evaluieren und dort wo es möglich ist, zu vereinfachen. Um dieses Ziel in die Tat umzusetzen ist es natürlich notwendig, zum einen die AAM-Datenbank deutlich zu erweitern und für jede Spezies hunderte weiterer Zahnbelege einzufügen. Auf diese Art und Weise wird die morphologische Variationsbreite mit jedem weiteren Individuum klarer definiert werden und vor allem populationsspezifische Eigenarten, deren Existenz sich andeutete und erste Beweise dafür in dieser Arbeit morphologisch belegt wurden, noch stärker in den Fokus weiterer Forschungen rücken.

4.2. Vorschlag eines funktionsmorphologischen Klassifikationsprinzips für fossile carcharhinide Selachier

Wie bereits im vorherigen Abschnitt angedeutet, sollte das funktionsmorphologische Klassifikationsprinzip auf den Erkenntnissen der dargebotenen morphometrischen Analyse beruhen. Aus den acht beschriebenen Großgruppen kristallisierten sich nach Merkmalsanalyse und AAM-Klassifikation sechs funktionsmorphologische Gruppen heraus, die zur Bewertung fossiler Carcharhinidenzähne zu Rate gezogen werden sollten.

Zum einen ist dies die **Leucas-Gruppe**, deren rezente Mitglieder stets Oberkieferzähne mit sehr kräftigen und spitzschaufelförmigen Kronenspitzen und ebenso kräftige aber eher spießförmige Unterkieferzähne besitzen. Die Korrelation zwischen Zahnform und Beuteschema ist bei den Vertretern der *Leucas*-Gruppe offensichtlich. Große fleischermesserartige Zähne, die perfekt für die Jagd auf große Beutetiere geeignet sind. Die fossilen Zähne von *Pterolamiops*, aber auch viele fossile *Carcharhinus*-Zähne, wie jene von *C. egertoni* und *C. gilmorei* entsprechen dieser Gruppierung.

Die zweite Gruppe fasst die Eigenschaften der *Sealei*-Gruppe und *Acronotus*-Gruppe zusammen und wird im folgenden als **Sealacro-Gruppe** bezeichnet. Die Oberkieferzähne dieser Gruppe besitzen eine kräftige, markant sigmoidal geschwungene Krone.

Die grazilen Zähne im Unterkiefer sind hingegen gerade spitz-spießförmig und leicht in anteriorer Richtung gebogen. Die Vertreter der *Sealacro*-Gruppe sind durchweg kleine bis höchstens mittelgroße Haie der Flachwasserregionen und ernähren sich vor allem von kleinen Knochenfischen, Krebstieren und Tintenfischen.

Die dritte Gruppe umfasst Zahnformen, wie sie für die Vertreter der *Macloti*-Gruppe typisch sind, also sehr schmale, dolchartige Zähne, mit sehr kräftiger Serrulation der Kronenschultern



und typischer bilateraler Symmetrie. Deren Vertreter besiedeln meist küstennahe Bereiche, wo sie vorrangig kleine Knochenfische, Tintenfische und Krebstiere erbeuten. Da die rezenten Vertreter auf Grund ihrer gemeinsamen Zahnmerkmale, innerhalb der Gattung der Nachthaie, *Hypoprion* POEY, 1868, geführt wurden, wird die entsprechende funktionsmorphologische Gruppe künftig **Hypoprion-Gruppe** genannt.

Die **Isodon-Gruppe**, mit ihren in Ober- und Unterkiefer gleichförmigen Zähnen umfasst Spezies, die in Küstennähe über dem Kontinentalsockel leben und sich von kleinen Knochenfischen und Tintenfischen ernähren. Etwas ausgeklammert werden kann hierbei *Negaprion*, da dessen Merkmalsanalyse eine klare Eigenständigkeit aufwies und auch die fossilen Zähne eindeutig dieser Gattung zugeordnet worden sind. Die zunächst noch eigenständig aufgefasste *Wheeleri*-Gruppe umfasst morphologische Zahnmerkmale, die sowohl der *Leucas*-Gruppe, als auch der *Isodon*-Gruppe entsprechen. Aus diesem Grund geht sie funktionsmorphologisch in jenen beiden Gruppen auf.

Als vorletzte funktionsmorphologische Gruppe wird die **Rhizoprionodon-Gruppe** bestimmt. Diese Gruppe umfasst Haie mit grazilen, spitz-spießförmigen Zähnen und grundsätzlich geringer dignather und monognather Heterodontie, die in Küstennähe auf der Jagd nach kleinen Fischen, Krebstieren und Weichtieren sind. Besonders die fossilen Vertreter von *Physogaleus* und *Physodon* gehören zu dieser Kategorie.

Eine Sonderrolle nimmt die **Galeocерdo-Gruppe** ein, da deren Zähne sich morphologisch deutlich von allen anderen Carcharhiniden unterscheiden. Bemerkenswert ist hierbei, dass die extreme morphologische Eigenständigkeit der *Galeocерdo*-Arten erst bei phylogenetisch jüngeren Vertretern auftritt. Die älteren Vertreter, wie etwa *Galeocерdo latidens*, weisen noch einige funktionsmorphologische Merkmale der *Leucas*-Gruppe auf und müssen daher auch ökologisch anders bewertet werden. Sie sind offensichtlich im stärkeren Masse auf die Jagd nach Fischen spezialisiert gewesen als die im Bezug auf ihr Nahrungsspektrum sehr opportunistischen modernen Verwandten.

Ebenfalls eine spezielle Stellung hat *Prionace glauca* inne. Dessen Zähne scheinen funktionsmorphologisch enger verwandt zur *Isodon*-Gruppe, *Wheeleri*-Gruppe und *Leucas*-Gruppe zu sein als bisher angenommen. Als jüngste Gattung der Familie (Pliozän) scheint sie ihren Ursprung als Schwesterart zu den drei zuvor genannten Gruppen zu haben. Erkenntnisse, die jüngst auch durch molekulargenetische Analysen bestätigt wurden (Dosay-Akbulut, 2008).





Kapitel VI

Allgemeine Zusammenfassung und Ausblick



1. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit untersuchte die morphologischen Eigenschaften der Kieferbezaehlung carcharhinider Haie (Familie Carcharhinidae), unter Zuhilfenahme morphometrischer Analyseverfahren. Es galt zu analysieren, inwieweit die einzelnen Zähne der verschiedenen Spezies artspezifische Merkmale aufweisen und ob diese Merkmale zur taxonomischen Klassifizierung genutzt werden können. Spezielles Augenmerk wurde dabei auf die ontogenetische, sexuelle, mono- und dignathe Heterodontie, sowohl intra- als auch interspezifisch gerichtet. Zur Lösung der gestellten Aufgaben wurden zunächst die bestehenden und etablierten morphometrischen Analyseverfahren eingehend untersucht und deren Eignung für die vorliegende zahnmorphologische Analyse kritisch hinterfragt. Als Ergebnis der Evaluation wurde festgestellt, dass bestehende Verfahren den notwendigen Kriterien objektiver Merkmalsbewertung nicht genügen, da die Datengewinnung stets durch subjektive Merkmalsmanipulation erfolgt. Anspruch der vorliegenden Arbeit war es aber, den menschlichen Faktor weitestgehend zu eliminieren. Darüber hinaus sind bestehende Verfahren ungeeignet, die unterschiedlichen morphologischen Eigenschaften der Zähne aller Vertreter der Carcharhinidae in einem Modell zu erfassen. Aus den genannten Gründen ergab sich die Notwendigkeit, ein neues, auf die speziellen Anforderungen angepasstes, morphometrisches Analysemodell zu entwickeln (AAM). Damit dieses Modell allen Notwendigkeiten Rechnung trägt, wurde zunächst für alle zur Verfügung stehenden Spezies eine umfangreiche taxonomisch-morphologische Merkmalsanalyse durchgeführt. Als Untersuchungsobjekte dienten 2327 Einzelzähne von 112 Individuen aus 41 Arten. Dabei handelte es sich größtenteils um Zähne aus kompletten Kiefern, mit sämtlichen Informationen zu Herkunft, Geschlecht und Alter der Individuen sowie exakter Kenntnis der Zahnpositionen. 1326 Zähne wurden eigens aus Kiefern von Individuen der Ichthyologischen Sammlungen des Florida Museum of Natural History der University of Florida Gainesville bzw. des Smithsonian Institution Washington DC entnommen und vor Ort im Labor freipräpariert. Die Zähne wurden mit einem standardisierten Aufnahmeverfahren digital fotografiert. Weitere 1001 Bilder von 31 Arten der Gattung Carcharhinus lagen bereits als Bilddaten vor. Aus den in einer Datenbank gespeicherten Bilddaten wurden die wesentlichen, zur Artunterscheidung notwendigen, Attribute definiert und als Merkmalskomplex beschrieben. Auf dessen Grundlage analysierte das neu geschaffene Programm zur automatisierten algorithmischen Morphometrie (AAM) die zuvor binarisierten 2D-Zahnabbildungen und führte eine Distanztransformation durch. Die gewonnenen Distanzwerte bildeten die Datengrundlage der Merkmalsevaluation und der morphometrischen Klassifikation der rezenten Zähne.



Anschließend wurden die entsprechenden Bilddaten fossiler Zähne, aus den Sammlungen der Geologisch-Paläontologischen Sammlung der Universität Leipzig, nach dem gleichen Muster analysiert und mit den Datenbankeinträgen rezenter Vertreter abgeglichen. Die morphologisch am besten passenden Zähne wurden in einer Rankingliste präsentiert und somit die morphologische Verwandtschaft von fossilen und rezenten Zähnen ersichtlich.

Als Ergebnis stehen folgende Aussagen:

1. Carcharhinide Haie können allein mit Hilfe zahnmorphologischer Merkmale identifiziert werden und diese Merkmale sind für systematische Zwecke geeignet. Der Erfolg der systematischen Zuordnung steht aber in direkter Abhängigkeit zur Zahnposition und zur betrachteten Spezies.
2. Der Einfluss ontogenetischer, sexueller und intraspezifischer Heterodontie auf die taxonomische Aussagekraft ist enorm, so dass die verschiedenen Niveaus der Heterodontie die Eindeutigkeit der taxonomischen Klassifizierung behindern und begrenzen.
3. Carcharhinide Haizähne weisen eine enorme Bandbreite an morphologischen Überschneidungen und Durchdringungen auf, sowohl innerhalb der Arten als auch art- bzw. gattungsübergreifend. Allein anhand einzelner Zähne, sowohl fossiler als auch rezenter Herkunft, ist es in vielen Fällen nicht feststellbar, ob innerartliche Varianz oder bereits artliche Differenz vorliegt.

Aus den Erkenntnissen der morphometrischen Analyse ergab sich die Notwendigkeit, fossile Zähne carcharhinider Haie zukünftig, neben dem bestehenden deskriptiven Verfahren der Taxonomie, zusätzlich funktionsmorphologisch zu beurteilen. Dazu wurden sechs funktionsmorphologische Gruppen definiert, mit deren Hilfe vor allem ökologische Schlussfolgerungen bei der Bewertung fossiler Zähne möglich sind. Im Einzelnen sind dies:

Leucas-Gruppe

Sealacro-Gruppe

Hypoprion-Gruppe

Isodon-Gruppe

Rhizoprionodon-Gruppe

Galeocerdo-Gruppe





2. Ausblick

Der Ausbau der AAM-Datenbank mit Tausenden weiteren Daten rezenter Individuen, wird die zukünftige Untersuchung weiterer Fossilbelege erleichtern und helfen, die systematische Stellung und die phylogenetische Entwicklung der carcharhiniden Haie besser zu verstehen. Die systematische Charakterisierung fossiler zahnmorphologischer Belege mit Hilfe der hier vorgestellten Methode wird die fossile Artenvielfalt reduzieren und die Kladogenese der Carcharhinidae vereinfachen. Schon jetzt deutet sich an, dass ein fließender Übergang von Mustern schneller Charakter-Transformation zu eher intraspezifischer Charakter-Diversität existiert. Was die Entwicklung und anschließende Diversifizierung und Anpassung der carcharhiniden Haie auslöste, kann mit der vorgestellten Methode nicht beantwortet werden. Sie liefert aber Hinweise darauf, dass neben allopatrische Faktoren, wie der räumlichen Isolierung, auch sympatrische Prozesse die Artbildung carcharhinider Selachier maßgeblich mitbestimmen. Die Qualität des Fossilreports erlaubt es mit Hilfe der AAM-Klassifikation den Zeitpunkt der Entstehung carcharhinider Taxa und die dafür verantwortlichen kladogenetischen Ereignisse zu rekonstruieren. So deutete sich morphometrisch bereits an, dass *Prionace* als eng verwandte Schwestergruppe von *Carcharhinus* angesehen werden muss. Die Entwicklungszentren der carcharhiniden Vielfalt können nur mit wesentlich mehr fossilem Material der verschiedenen Regionen bestimmt werden. Somit sollte es möglich sein, den Ursprung der Carcharhinidae durch die Analyse von Biogeographie, Diversität und fossilen Belegen der ausgestorbenen Taxa zu identifizieren. In weiterführenden wissenschaftlichen Arbeiten müssen ökomorphologische Analysen mit Vergleichen von Körpergröße, Körperform und Gebiss in Abhängigkeit zu Lebensraumparameter wie bevorzugte Tiefe, Temperatur, Salzgehalt und Ernährungsgewohnheiten vorgenommen werden, um die ökologischen und evolutionären Zusammenhänge und Interaktionen zu verstehen. Die grundsätzliche Konstruktion und das Verständnis für die zahlreichen Beispiele von Konvergenzen und Parallelen, die in fossilen, als auch zwischen rezenten und fossilen Selachiern beobachtet werden können, müssen für die Rekonstruktion der prinzipiellen Gesetzmäßigkeit von evolutionären Veränderungen und funktionellen morphologischen Adaptionen des carchariniden Gebisses, im Laufe des Känozoikums verwendet werden. Mittels artspezifischer zahnmorphologischer Merkmale, wie sie in dieser Arbeit definiert wurden, können phylogenetische Analysen betrieben werden um robuste kladistische Prinzipien zu Tage zu bringen. Diese sollten anschließend mit bestehenden phylogenetischen Hypothesen über moderne carcharhinide Haie verglichen werden. Alle Daten von fossilen wie rezenten Taxa müssen anschließend in einer umfassenden Beweiskette kombiniert werden.





3. Fehlerbetrachtung

Die in dieser Arbeit definierte Methode der automatisierten algorithmischen Morphometrie, reduziert die Zahl möglicher Fehlerquellen schon im Ansatz. Da keine manuelle Vermessung oder Landmarksetzung stattfindet, können diesbezüglich keine Messfehler auftreten. Darüber hinaus wird mit Relativwerten gearbeitet, absolute Parameter von Länge oder Größe werden nicht verwendet. Die AAM arbeitet stets nach den gleichen Rechenvorschriften, so dass für ein und dieselbe Zahnabbildung stets die gleichen Distanzwerte berechnet werden. Die einzige Fehlerquelle liegt in der Gewinnung der Bilddaten. CLAEREBOUDT & HENDERSON (2009) zeigten in ihrer Arbeit über schnelle morphometrische Messungen an Fotografien von Rochen, dass es keine signifikanten Unterschiede zwischen Messungen an realen Objekten und entsprechenden Fotoaufnahmen gibt. Es ist aber darauf zu achten, dass die Zähne stets nach der beschriebenen, standardisierten Aufnahmemethode digital fotografiert werden. Mögliche Fehler bei der Objektaufnahme entsprechen den Abbildungsfehlern von Kamera und Objektiv und sind dem technischen Datenblatt der Hersteller zu entnehmen. Prinzipiell ist damit zu rechnen, dass Kissen- und Tonnenverzerrungen im Randbereich des Objektivs auftreten, die sogenannte Verzeichnung oder Randkrümmung. Die darüber hinaus auftretende Vignettierung, also die Abschattung zum Bildrand, ist ebenso systembedingt und sollte möglichst klein sein. Das verwendete Objektiv der Nikon D3200 weist einen Verzeichnungswert in Mittelstellung (entspricht der Aufnahmestellung) von -0,3 auf, bei der Canon Pro 1 liegt die Verzeichnung bei 0,2. Die Vignettierung beträgt 0,7 Blendenstufen bei offener Blende und Mittelstellung. Zwar verfügt die Nikon D3200 über eine interne automatische Verzeichniskorrektur, diese ist aber bei der Aufnahme von RAW-Daten ausgeschaltet. Die RAW-daten wurden genutzt, um weitestgehend unverfälschte Daten zu gewinnen. Die Abbildungsfehler der verwendeten Objektivs sind in Mittelstellung so gering, dass sich dies kaum wahrnehmbar auf die Bilddaten ausgewirkt hat, zumal die aufgenommenen Zähne nie bis in den Randbereich des Objektivfeldes reichten, sondern stets im Zentrum lagen. Allgemein sollten der Aufnahmewinkel und Abstand der Fokusebene objektspezifisch weitestgehend identisch sein, wobei der Abstand vom Objekt zum Objektiv der Kamera mindestens 10 und höchstens 15 cm betragen sollte. Die Auflösung der Digitalbilder sollte mindestens 300 dpi betragen. Beim Freistellen der Rohbilder sind Artefakte zu vermeiden, indem bereits bei der Wahl des Hintergrundes auf größtmöglichen Kontrast zum Objekt geachtet wird. Zusätzlich sollten weitere Informationen wie die Objektgröße in die Betrachtungen mit einbezogen werden. Hierfür wäre es angeraten, einen rechnergestützt lesbaren Maßstab zu verwenden, um subjektive Fehler weiterhin auszuschließen. Als Beispiel könnte etwa ein farbiger Punkt definierter Fläche dienen, der automatisch vom Rechner erkannt wird. Darüber hinaus wird der beständige Datenausbau der AAM-Datenbank die innerartliche morphologische Variationsbreite zunehmend besser definieren und somit die statistische Aussagekraft der taxonomischen Klassifizierung deutlich verbessern.





Wem ich meine tiefe Dankbarkeit ausdrücken möchte

An erster Stelle möchte ich meinem Doktorvater Prof. Müller danken. Er gab mir sämtliche Freiheiten meinen Visionen zu folgen und diese ohne äußere Beeinflussung umzusetzen. Ihm verdanke ich die stetige Weitung meines wissenschaftlichen Horizontes und die Schulung einer gesunden Skepsis. Das Ergebnis der Arbeit zeigt, dass der eingeschlagene Weg der für mich richtige ist und sein Vertrauen gerechtfertigt wurde. Ich danke der Geologisch-Paläontologischen Sammlung, ganz besonders Frank Bach (für alles!) und dem Institut für Geophysik und Geologie der Universität Leipzig, für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und die finanzielle Unterstützung. Ich danke den Herren Schollbach und Sommerweis für die Konstruktion des Aufnahmestatives. Ich danke der Universität Leipzig und dem Freistaat Sachsen für die Aufnahme ins Graduiertenstudium und die Gewährung des Landesgraduiertenstipendiums. Ich danke dem DAAD für die Gewährung eines Forschungsstipendiums und die Finanzierung meines Forschungsaufenthaltes in den USA. Ich danke dem National Museum of Natural History am Smithsonian Institution Washington DC und dem Florida Museum of Natural History der University of Florida Gainesville für die herzliche Aufnahme und die umfassende Unterstützung. Persönlicher Dank gilt hierbei den Herren Michael Brett-Surman, Jeff Williams und Robert Purdy (alle NMNH) sowie George Burgess und Larry Page (beide FLMNH). Die Türen standen immer offen und ich fühlte mich weniger als Gast, denn mehr als Bestandteil des Teams. Ganz besonders danke ich meinem Kollegen und gewachsenem Freund Rob Robins. Dank gebührt dem Museum der Westlausitz in Kamenz, wo ich seit nunmehr 8 Jahren für die paläontologische Abteilung verantwortlich bin und auch im musealen Bereich meinen Ideen und Vorstellungen Ausdruck verleihen konnte. Dank an Friedericke Koch für die stetige Unterstützung. Dank an Olaf Zinke, ich habe viel von Dir gelernt! Die Deutsche Sprache ist schön und verdient es gepflegt zu werden. Dank an meinen Kollegen aus der geologischen Abteilung Jens Czołpek. In zahlreichen Projekten, Gesprächen und Diskussionen sind aus Kollegen Freunde geworden. Danke für die tolle Zusammenarbeit! Ich danke den Gutachtern dieser Arbeit Herrn Prof. Müller (Uni Leipzig) und Herrn Prof. Keupp (FU Berlin) und noch einmal Herrn Bach fürs Korrekturlesen. Zum Schluss danke ich meinen Eltern, die mir immer zur Seite gestanden haben und ohne deren Hilfe ich diesen Weg nur schwerlich hätte begehen können. Besondere Worte richte ich an meine Frau und unsere Tochter: Ihr seid meine Mitte, meine Inspiration, mein Licht ...

R.M.L.





Literaturverzeichnis



Literaturverzeichnis:

- ADAMS D. C. & ROHLF F. J.** (2000): Ecological character displacement in *Plethodon*: biomechanical differences found from a geometric morphometric study. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 97: 4106-4111.
- AGASSIZ, J.L.R.** (1833-43): *Recherches sur les Poissons Fossiles*. 5 vols., with supplements; Neuchâtel et Soleure (Petipierre), 1420pp.
- AGUILERA, O. & AGUILERA, D.R. de.** (2001): An exceptional coastal upwelling fish assemblage in the Caribbean Neogene. – *Journal of Paleontology*, 75(3): 732-742.
- ANDERSON, T.** (1964): *Introduction to multivariate statistical analysis*, John Wiley & Sons, New York.
- APPLEGATE, S.P.** (1986): The El Cien Formation-strata of Oligocene and early Miocene age in Baja California Sur. – *Revista Mexicana de Ciencias Geologicas*, 6(2): 145-162.
- ARAMBOURG, C.** (1927): Les poissons fossiles d'Oran. – *Matériaux carte géologique d'Algerie* Alger, Serie 1, *Palaeontologique*, 6: 1-298.
- (1935): Note préliminaire sur les vertébrés fossiles des Phosphates du Maroc. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 5(5):413-439, pl. 19, 20.
- (1952): Les vertébrés fossiles des gisements de Phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie). – *Nichtes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, 92: 1-372.
- BACKHAUS, K.** (2006): *Multivariate Analysemethoden eine anwendungsorientierte Einführung*. SpringerLink (Online Service);, Berlin 2006,
- BLACKITH R., REYMENT R. A.,** (1971): *Multivariate morphometrics*. Academic Press, New York.
- BOOKSTEIN, F. L.** (1982): Foundations of morphometrics. *Ann Rev Ecol Syst* 13, 451-470.
- (1985): Morphometrics in evolutionary biology: the geometry of size and shape change, with examples from fishes. Bd. 15 Special Publication, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, S. 277
- (1986): Size and shape spaces for landmark data in two dimensions (with discussion and rejoinder). *Statistical Science* 1, 181-242.
- (1989): Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE T. Pattern Anal.* 11, 567e585.
- (1991), *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*, Cambridge University Press.
- (1996a), *Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis*. *Bull Math Biol* 58(2), 313–365.
- (1996b): Applying landmark methods to biological outline data. in: MARDIA, K.V., GILL, C.A., DRYDEN, I.L. (Eds.), *Image Fusion and Shape Variability Techniques*. Leeds University Press, Leeds.
- (1997): Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Med. Image Anal.* 1, 225e243.
- BOOKSTEIN, F.L., B. CHERNOFF, R. ELDER, J. HUMPHRIES, G. SMITH, and R. STRAUSS.** (1985): *Mor-*



phometrics in Evolutionary Biology (section on digitizing, pp. 63-65). Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

BOOKSTEIN, F.L., SCHÄFER, K., PROSSINGER, H., SEIDLER, H., FIEDER, M., STRINGER, C., WEBER, G.W., ARSUAGA, J.L., SLICE, D.E., ROHLF, F.J., RECHEIS, W., MARIAM, A.J., MARCUS, L.F. (1999): Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern Homo by morphometric analysis. *Anat. Rec. (New Anat.)* 257.

BOSE, R. (2013): Algorithmen-basierte morphometrische Analyse artspezifischer Zahnmerkmale fossiler wie rezenter carcharhinider Selachier, 1-94, unveröffentlichte Masterarbeit. HTWK Leipzig.

BRIGGS, J.C. (1995): Global biogeography. – In: WIGNALL, P. (ed.): *Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, 14:1-452.

BRZOBHATY, R. & SCHULTZ, O. (1978): Die Fischfauna des Badenien. – In: PAPP, A., CÍCHA, I., SENES, I. & STEININGER, F.: *M-4 Badenien. Chronostratigraphie und Neostatotypen, Miozän der Zentralen Paratethys*, 6.- Slov. Acad. Vied., Bratislava.

BULLMANN, C. (2008): Vergleich und Anwendungen von Skelettierungsalgorithmen in der digitalen Bildverarbeitung, HTWK Leipzig.

BUSCH, M. (2005): Analyse dichtebasierter Clusteralgorithmen am Beispiel von DBSCAN und MajorClust, Universität Paderborn.

BURGER, W. (2010): *Digitale Bildverarbeitung : eine Einführung mit Java und ImageJ*, 2. Auflage.

CAPPETTA, H. (1970): Les sélachiens du Miocène de la région de Montpellier. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire*, 139 pages, 22 figures, 27 plates, 6 tables.

– (1975): Sélaciens et holocephale du Gargasien de la région de Gargas (Vaucluse). *Université de Provence, Annales, Géologie Méditerranéenne*, 2(3): 115-134.

– (1979) Cretaceous Selachians from the Peedee Formation (Late Maestrichtian) of Duplin County, North Carolina. = Additions to the fossil vertebrae fauna of North Carolina, Part I. *Brimleyana* No.2: 77-89

– (1980): Modification du statut générique de quelques espèces de sélaciens crétacés et tertiaires. *Palaeovertebrata*, 10(1):29-42, 6 figures.

– (1983). Additions à la faune de sélaciens fossiles du Maroc. 2: Révision de *Raja praealba* ARAMBOURG, 1952, espèce de l'Yprésien des Ouled Abdoun. *Tertiary Research*, 5 (1) : 1-8, 2 pl.

– (1987): Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. – In: SCHULTZE, H.-P. (ed.): *Handbook of Paleoichthyology*, 3B: 1-193, Stuttgart and New York: Gustav Fischer Verlag.

– & NOLF, D. (1981): Les sélaciens de l'Auvergien de Ronquerolles (Eocène supérieur du Bassin de Paris). – *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire geologie*, 18(3): 87-107.

CASE, G. (1980): A Selachian Fauna from the Trent Formation, Lower Miocene of Eastern North Carolina. – *Palaeontographica A*, 171: 75-103.

– (1981): Late Eocene Selachians from South Central Georgia. – *Palaeontographica A*, 176:



52-79.

- (1994) : Fossil fish remains from the Late Paleocene Tusahoma and Early Eocene Bashi formations of Meridian, Lauderdale County, Mississippi. Part I. Selachians. - *Palaeontographica A*, 230, 97-138, 15 Taf. , Stuttgart.
- & **BORODIN, P.D.** (2000): A Middle Eocene Selachian Fauna from the Castle Hayne Limestone Formation of Duplin County, North Carolina. In: Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paläontologie, S. 17-32.
- & **CAPPETTA, H.** (1990): The Eocene Selachian Fauna from the Fayum Depression in Egypt. - *Palaeontographica A*, 212: 1-30.
- & **UDOVICHENKO, N., NESSOV, L., AVERIANOV, A. & BORODIN, P.** (1996): A Middle Eocene Selachian Fauna from the White Mountain Formation of the Kizylkum Desert, Uzbekistan. - *Palaeontographica A*, 242: 99-126.
- CARVAJAL-RODRIGUEZ, P. C.-P. & ROLAN-ALVAREZ, E.** (2005): 'Decomposing shell form into size and shape by geometric morphometric methods in two sympatric ecotypes of *Littorina saxatilis*', *Journal of Molluscan Studies* 71, 313-318.
- CASIER, E.** (1946): La faune ichthyologique de l'Yprésien de la Belgique. - *Mémoires du musée royal d'histoire naturelle de Belgique*, 104: 1-267.
- (1949): Contribution à l'étude des poissons fossiles de la Belgique. Pristidés Eocènes. - *Bulletin Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 25(10): 1-152.
- (1958): Contribution a l'etude des Poissons fossiles des Antilles. - *Mem. Suisse Paleont.*, 74: 95 S. 7 Abb., 9 Tab., 3 Taf.; Basel
- (1959): Contribution à l'étude des poissons fossiles de la Belgique, XII Sélaciens et Holocephales sinémuriens de la province de Luxembourg. - *Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique*, 35(8): 1-27.
- (1966): Faune ichthyologique du London Clay, 1966, Tafel 1-9
- (1971): Sur un materiel ichthyologique des «Midra (and Saila) Shales» du Qatar (Golfe Persiquw), in: *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 47
- CICIMURRI, D.J. & KNIGHT, J.L.** (2009): Late Oligocene sharks and rays from the Chandler Bridge Formation, Dorchester County, South Carolina, USA. *Acta Palaeontologica Polonica* 54 (4): 627-647
- CLAERBOUDT, M.R. & HENDERSON, A.C.** (2009): Rapid morphometric measurement of stingrays using digital photography. Abstract. In: *Programm and Abstracts, 13th EEA Conference 2009, Palma de Mallorca, Spain* (ed. MOREY, G. & YUSTE, L. & PONS, G.X.): 8
- COMPAGNO, L.J.V.** (1970): Systematics of the Gattung *Hemitriakis* (Selachii: Carcharhinidae), and related genera. - *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 38: 63-98.
- (1973): Interrelationships of living elasmobranchs. *Zoological Journal*



- of Linnean Society, 53 (Suppl. 1): 15-61.
- (1977): Phyletic relationships of living sharks and rays. *American Zoologist*, 17: 303-322.
 - (1984): FAO Species Catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2 - Carcharhiniformes. FAO Fish. Synop. 125(4/2):251-655. Rome: FAO.
 - (1988): Sharks of the Order Carcharhiniformes. Princeton University Press, 572 pp.
 - & GARRICK, J.A.F. (1983): Zoology Publs Vict. Univ. Wellington No. 76: 3.
 - & DANDO, M. & S. FOWLER (2005): A field guide to the Sharks of the World. Collins, London.
- DAVIS, J. (1986): Statistics and data analysis in geology, John Wiley & Sons.
- DOSAY-AKBULUT, M. (2008): The phylogenetic relationship within the genus *Carcharhinus*, C. R. BIOLOGIES 331.
- DRYDEN, I. L. & MARDIA, K. (1998): Statistical shape analysis, Wiley & Sons.
- FARIA, V., FEDRIGO, O., RYBURN, J.A., LOPÉZ, A.J. and NAYLOR, G.J.P. (in prep.): Phylogeography of the Sharpnose sharks, genus *Rhizoprionodon*.
- FISHER, R. A. (1936): The use of multiple measurements in taxonomic problems, *Annals Eugen.*, Vol. 7, pp. 179-188
- FOWLER, S.L., CAVANAGH, R.D., CAMHI, M., BURGESS, G.H., CAILLIET, G.M., FORDHAM, S.V., SIMPFENDORFER, C.A. and MUSICK, J.A. (comps and eds). (2005): Sharks, Rays and Chimaeras: The Status of the Chondrichthyan Fishes. Status Survey. pp. x + 461. IUCN/SSC Shark Specialist Group, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- GARRICK, J. A. F. (1982): Sharks of the genus *Carcharhinus*. NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. 445, 194 p.
- 1985. Additions to a revision of the shark genus *Carcharhinus*: synonymy of *Aprionodon* and *Hypoprion*, and description of a new species of *Carcharhinus* (Carcharhinidae). NOAA Tech. Rep. NMFS 34, 26 p.
- GARRY A. (2004): Geometric morphometric analysis of shark teeth of the genus *Rhizoprionodon* modern tooth shape analysis and test of ancestral prediction methods by comparison to fossil shapes. *Abstracts with Programs - Geological Society of America* 36(5): 315
- GILLETTE, D.G. (1984): A marine ichthyofauna from the Miocene of Panama, and the Tertiary Caribbean Faunal Province. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(2): 172-186.
- GLYCKMAN, L.S. (1964): Akuly paleogena i ikh stratigraficheskoe znachenie. Akademii Nauk Soyuzu Sovetskikh Sotsialisticheskikh Respublik, 1-228.
- GOODALL, C. (1991): Procrustes methods in the statistical analysis of shape, *R. J. Stat Soc B* 53, 285-339.
- HAMMER, O. (2002): Morphometrics - brief notes, Technical report, Paläontologisches Institut und Museum Zürich.
- HAMMER, O. & HARPER, D. (2008): Paleontological data analysis, Blackwell Publishing Oxford.



- HARPER, D. (1999):** Numerical paleobiology, John Wiley & Sons.
- HERMAN, J. (1977):** Les sélaciens des terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes – Eléments d’une biostratigraphie intercontinentale. – *Memoirs of the Geological Survey of Belgium*, 15: 1-450.
- (1982): Die Selachier-Zähne aus der Maastricht-Stufe von Hemmer Niederelbe (NW-Deutschland). – *Geologisches Jahrbuch Hannover*, A61:129-159.
- & **HOVESTADT-EULER, M. & HOVESTADT, D.C. (1991):** Part A: Selachii. No. 2c: Order: Carcharhiniformes. Families: Proscylliidae, Hemigaleidae, Pseudotriakidae, Leptochariidae and Carcharhinidae. – In: **STEHMANN, M. (ed.):** Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. – *Bulletin de l’Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Biologie*, 61: 73-120.
- HIDEN, H.R. (1995)** Elasmobranchier (Pisces, Chondrichthyes) aus dem Badenium (Mittleres Miozän) des Steirischen Beckens (Österreich). *Mitteilungen der Abteilung für Geologie und Paläontologie am Landesmuseum Joanneum*, 52/53: 41-110, 12 fig., 4 tabl., 10 pl.
- HOTELLING, H. (1933a),** 'Analysis of complex statistical variables into principal components', *J Educ Psychol* 24, 417-441.
- (1933b), 'Analysis of a complex of statistical variables into principal components - part 2', *J Educ Psychol* 24, 498-520.
- (1935): The most predictable criterion. In: *Journal of Educational Psychology*. 26, 1935, S. 139-142.
- ITOIGAWA, J., NISHIMOTO, H., KARASAWA, H. & OKUMURA, Y. (1985):** Miocene fossils of the Mizunami group, central Japan. 3. Elasmobranchs. – *Monograph of the Mizunami Fossil Museum*, 5: 1-89.
- IGLÉSIAS, S.P., LECOINTRE, G. & SELLOS, D.Y. (2005):** Extensive paraphyly within sharks of the order Carcharhiniformes inferred from nuclear and mitochondrial genes. – *Molecular Phylogenetic Evolution*, 34:569-583.
- JAECKEL, O. (1885):** Untertertiäre Selachier aus Süd-Rußland. – *Mem. Comité Geol. St. Petersburg*: 19-35.
- JORDAN, D.S. & EVERMANN, B.W. (1896):** The Fishes of North and Middle America. A descriptive Catalogue of the species of Fish-like Vertebrates found in the Waters of North America, North of the Isthmus of Panama. *Bull. US Nat. Mus.*, 47, 1.240 S., Washington.
- KENDALL, M. (1957):** A course in multivariate analysis, Hafner Publishing Co., New York.
- (1984), 'Shape-manifolds, procrustean metrics and complex projective spaces', *Bulletin of the London Mathematical Society* 16, 81-121.
- (1985): Exact distributions for shapes of random triangles in convex sets, *Adv Appl Prob* 17, 308-329.
- (1989): A survey of the statistical theory of shape, *Statistical Science* 4(2), 87-99.
- KENT J. T. (1994):** The complex Bingham distribution and shape analysis. *J. R. Stat. Soc. B*, 56: 285-299.
- KREY, K-F. (2010)** Untersuchungen zur Morphologie von dentofazialen und skelettalen Strukturen



- Erwachsener mit Methoden der geometrischen Morphometrie, Habilitation Universität Leipzig
- KRIWET, J.** (2005): Additions to the Eocene selachian fauna of Antarctica with comments on Antarctic selachian diversity. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 1-7.
- & **KLUG, S.** (2004): Late Jurassic selachians (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from southern Germany: Re-evaluation on taxonomy and diversity. – *Zitteliana*, A44: 67-95.
- KRUCKOW, T.** (1958) Beitrag zur miozänen Fisch-Fauna der Florida-Phosphate. Veröff. Überseemuseum Bremen, Reihe A, 3 (1): 79-84.
- & **THIES, D.** (1990): Die Neoselachier der Paleokaribik (Pisces: Elasmobranchii). – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 119:1-102.
- KRZANOWSKI, W.J.** (1987): Cross-validation in principal component analysis. *Biometrics* 43: 575-584.
- KRZANOWSKI, W.J.** (2000): *Principles of Multivariate Analysis. A User's Perspective* (rev. ed.). New York: Oxford University Press (2000).
- LEDER, R., M.** (2013): Eocene Carcharinidae and Triakidae (Elasmobranchii) of Crimea and Kazakhstan. *Leipziger Geowissenschaften Bd. 20*, 1-57.
- LELE S.** (1993): Euclidean distance matrix analysis: estimation of mean form and form differences. *Math. Geol.*, 25: 573-602.
- LELE, S. & RICHTSMEIER, J., T.** (1991): Euclidean distance matrix analysis: a coordinate free approach for comparing biological shapes using landmark data. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 86: 415-427.
- LERICHE, M.** (1905): Les poissons tertiaires de la Belgique. II. Les poissons éocènes. – *Mémoires du musée royal d'histoire naturelle de Belgique*, 11(3): 49-228.
- (1906): Contribution à l'étude des poissons fossiles du Nord de la France et des régions voisines. – *Mémoires de la Société géologique du Nord*, 5: 1-430.
- (1910): Les poissons tertiaires de la Belgique. III. Les poissons oligocènes. – *Mémoires du musée royal d'histoire naturelle de Belgique*, 5(2): 229-363.
- (1926): Les poissons neogènes de la Belgique. – *Mémoires de la Musée Belgique Bruxelles*, 32: 367-472.
- (1927): Les poissons de la molasse suisse. – *Mémoires de la Société paléontologique Suisse*, 46: 1-119.
- (1936): Sur les restes du poissons du niveau a nodules phosphates qui occupe la bas de l'Oligocene dans le nord-est des Pays- Bas. – *Verhandelingen van het Geologische-Mijnbouwkundig Genootschap voor Nederland en Kolonien*, 11: 293-299.
- (1938): Contribution à l'étude des poissons fossiles des pays riverains de la Méditerranée américaine (Venezuela, Trinité, Antilles, Mexique). *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, 61 (1): 42 p., 5 fig., 4 pl.
- (1942): Contribution à l'étude des faunes ichthyologiques marines des terrains tertiaires de la Plaine Côtière Atlantique et du centre des Etats-Unis. Les synchronismes des formations tertiaires des deux côtés de l'Atlantique. *Mémoires de la Société géologique de France*, 45 (2-4): 1-110.



- (1957): Les poissons néogènes de la Bretagne de l'anfou et de la Touraine. – Mémoires de la Société géologique de la France (nouvelle série), 81: 1-64.
- LIENERT, G., A. & RAATZ, U. (1994): Testaufbau und Testanalyse. 5., völlig Neubearbeitete und erweiterte Auflage, Weinheim, Beltz, 1994, S. 220
- LIENERT, G. A. (1989): Testaufbau und Testanalyse. Psychologie Verlags Union, 4. Auflage 1989, S. 256
- Longbottom, A.E. (1979): Miocene shark's teeth from Ecuador. – Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology), 32(1): 57-70.
- LÓPEZ, J.A., RYBURN, J.A., FEDRIGO, O. & NAYLOR, G.J.P. (2006): Phylogeny of sharks of the family Triakidae (Carcharhiniformes) and its implications for the evolution of carcharhiniform placental viviparity. – Molecular phylogenetics and evolution, 52 (1): 20-60.
- MAHALANOBIS, P.C. (1936): On the generalised distance in statistics. In: Proceedings of the National Institute of Science of India. Vol. 2, Nr. 1, 1936, S. 49-55.
- MARTIN, R.A. (2004): Evolution and zoogeography of freshwater elasmobranchs. "Biology and Conservation of Freshwater Elasmobranchs". Symposium Proceedings International Congress on the Biology of Fish, Manaus, Brazil:1-14.
- McEachran, J.D. (1989): Review – Sharks of the order Carcharhiniformes. – Copeia, 528-530.
- MEHROTRA, D. K, MISHRA, V. P. & SRIVASTAVA, S. (1973): Miocene sharks from India. -- Recent Researchs in Geology (Jhingan Commemorative Volume), Geol. Dept., University of Delhi, 180-200.
- MENESINI, E. (1969): Ittiodontoliti miocenici di Terra d'Itranto. – Palaeontographica Italica, 65: 1-61.
- (1974): Ittiodontoliti delle formazioni terziarie dell'archipelago maltese. – Palaeontographica Italica, Memorie di Paleontologia, 68: 121-162.
- MENNER, V.V. (1928): The Palaeogene sharks of Mangyschlak, Emba and from the east of Ural. – Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou, Géologique, 6(3-4): 291-338.
- MORRISON, D. (1967): Multivariate statistical methods, McGraw-Hill, New York.
- MÜLLER, A. (1983): Fauna und Palökologie des marinen Mitteloligozäns der Leipziger Tieflandsbucht (Böhlener Schichten). – Altenburger naturwissenschaftliche Forschungen, 2: 1-152.
- (1999): Ichthyofaunen aus dem atlantischen Tertiär der USA. – Leipziger Geowissenschaften, 9/10: 1-360.
- MUSICK, J.A., HARBIN, M.M. & COMPAGNO, L.J.V. (2004): Historical Zoogeography of the Selachii. – In: CARRIER, J.C., MUSICK, J.A. & HEITHAUS, M.R. (eds): Biology of Sharks and their Relatives: 1-315. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- NAYLOR, G.J.P. (1990): A morphometric approach to distinguish between the upper dentitions of *Carcharhinus limbatus* and *C. brevipinna* with comments on its application to tracing shark phylogenies through their fossil teeth. In: PRATT, H.L., GRUBER, S.H., TANIUCHI, T., editors. Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries: NOAA Technical Report NMFS, 90: 381-388



- (1992): The phylogenetic relationships among requiem and hammerhead sharks: inferring phylogeny when thousands of equally most parsimonious trees result. – *Cladistics*, 8: 295-318.
- & **MARCUS, L.F.** (1994): Identifying isolated shark teeth of the Gattung *Carcharhinus* to Species: relevance for tracking phyletic change through the fossil record. – *American Museum Novitates*, 3109: 1-53.
- PEARCE, S.** (1965): *Biological statistics: An introduction*, McGraw-Hill, New York.
- PEARSON, K.** (1901): On lines and planes of closest fit to a system of points in space, *The London, Edinburgh and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science* 6(2), 559-572.
- PURDY, R.W., SCHNEIDER, V.P., APPLGATE, S.P., McLELLAN, J.H., MEYER, R.L. & SLAUGHTER, B.H.** (2001): The Neogene Sharks, Rays, and Bony Fishes from Lee Creek Mine, Aurora, North Carolina. – In: C. E. RAY & D. J. BOHASKA (eds): *Geology and Paleontology of the Lee Creek Mine, North Carolina, III. Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 90(53): 71- 202.
- RANA, R.S. KUMAR, K. & SINGH, H.** (2004): Vertebrate fauna from the subsurface Cambay Shale (Lower Eocene), Vastan Lignite Mine, Gujarat, India. – *Current Science*, 87: 1726-1733.
- RANDALL, J.E.** (1998): Revision of the Indo-Pacific squirrelfishes (Beryciformes: Holocentridae: Holocentrinae) of the Gattung *Sargocentron*, with descriptions of four new Species. – *Indo-Pacific Fishes*, 27: 1-105.
- RAO, C.** (1952): *Advanced statistical methods in biometric research*, John Wiley & Sons, New York.
- RAO C. R. & SURYAWANSHI S.** (1996): Statistical analysis of shape of objects based on landmark data. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 93: 12132-12136.
- (1998): Statistical analysis of shape through triangulation of landmarks: a study of sexual dimorphism in hominids. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 95: 4121-4125.
- REYMENT R. A.** (1991): *Multidimensional paleobiology*. Pergamon Press, New York.
- RIDLEY, M.** (1983): *The explanation of organic diversity: The comparative method and adaptations for mating*. Clarendon, Oxford, U.K.
- RINNE, H.** (2003): *Taschenbuch der Statistik*. 3. Auflage. Verlag Harri Deutsch, S. 84.
- ROHLE, F.** (1986): The relationship among eigenshape analysis, Fourier analysis, and the analysis of coordinates, *Math Geol* 18, 845-854.
- (1999): Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *J. Class.*, 16: 197-223.
- (2000a): Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 111: 463-478.
- (2000b): On the use of shape spaces to compare morphometric methods. *Hystrix*, 11: 9-25
- (2002): Geometric morphometrics and phylogeny. In: N. MACLEOD & P. L. FOREY (eds), *Morphology, shape and phylogeny. Syst. Ass. Spec. Vol. Ser. 64*. Taylor and Francis, London, pp. 175-193.
- (2003): Bias and error in estimates of mean shape in morphometrics. *J. Human Evol.*, 44: pp. 665-683.
- & **BOOKSTEIN F. L.** (2003): Computing the uniform component of shape variation. *Syst. Biol.*, 52: 66-69.



- & **BOOKSTEIN F. L.** (2004): From “mathematical dissection of anatomies” to morphometrics: a twenty-first century appreciation of Charles Oxnard. In: **ANAPOL, F., GERMAN, R.Z., JABLONSKI, N.G.** (Eds.), *Shaping Primate Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 378–390.
- & **SLICE D. E.** (1990): Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Zool.*, 39: 40-59.
- ROST, J.** (1996): *Lehrbuch Testtheorie/Testkonstruktion*. Bern: Verlag Hans Huber
- ROST, J.** (2004): *Lehrbuch Testtheorie - Testkonstruktion* (2. ed.). Bern: Verlag Hans Huber.
- RÜGER, R.** (1988): *Induktive Statistik. Einführung für Wirtschafts- und Sozialwissenschaftler*. R. Oldenbourg Verlag, München Wien
- SCHÖBINGER, M.** (2002): *Analyse von Gefäßstrukturen und versorgtem Gewebe*, Deutsches Krebsforschungszentrum Heidelberg Abteilung Medizinische und Biologische Informatik, Technical Report 131, 2002
- SCHÖNHERR, S.** (2011): *Vorlesung Mustererkennung*, HTWK Leipzig 2011
- SCHULTZ, O.** (1968): Die Selachierfauna (Pisces, Elasmobranchii) aus den Phosphoritsanden (Unter-Miozän) von Plesching bei Linz, Oberösterreich. – Mit einem Beitrag von F. STEININGER. – *Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz*, 14: 61-102.
- (1971): Die Selachier-Fauna (pisces , Elasmobranchii) des Wiener Beckens und seiner Randgebiete im Badenien (Miozän). – *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 75, 311-341 , Wien.
- (1977): Elasmobranch and teleost fish remains from the Korytnica Clays (Middle Miocene ; Holy Cross Mountains, Poland). – *Acta Geologica Polonica*, 27(2): 201-209.
- (1979): Supplementary notes on elasmobranch and teleost fish remains from the Korytnica Clays (Middle Miocene ; Holy Cross Mountains, Poland). – *Acta Geologica Polonica*, 29(3): 287-293.
- SEAL, H.** (1964): *Multivariate statistical analysis for biologists*, Methuen and Co., Ltd., London.
- SLICE, D. E.** (2001): Landmark coordinates aligned by procrustes analysis do not lie in Kendall's shape space., *Syst Biol* 50(1), 141--149.
- THOMPSON, D.** (1917): *On growth and form*, Cambridge University Press.
- UNDERWOOD, C.J. & MITCHELL, S.F.** (2004): Sharks, bony fishes and endodontal borings from the Miocene Montpelier Formation (White Limestone Group) of Jamaica. – *Cainozoic Research*, 3 (1-2): 157-165.
- UYENO, T., TOMOHIDE, N. & YOSHIKAZU, H.** (1974): Concerning fish fossils from Okinawa Island (Paleo-vertebrates from the Ryukyu Islands, Part IV). – *Kokuritsu Kagaku Hakubutsukan Sempo*, 7: 53-60.
- VOSS, W.** (2000): *Taschenbuch der Statistik*. 1. Auflage. Fachbuchverlag Leipzig, 2000, S. 516.
- WAGNER, C.** (2006): *Kantenextraktion, Klassische Verfahren*, Universität Ulm Fakultät für Mathematik und Wirtschaftswissenschaften Januar 2006, http://www.mathematik.uni-ulm.de/stochastik/lehre/ws05_06/seminar/ausarbeitung_wagner.pdf
- WARD, D.J.** (1980): The distribution of sharks, rays and chimaeroids in the English Palaeogene.



Tertiary Research 3: 13–19.

WARD, D.J. & BONAVIA, C.G. (2001): Additions to, and a review of, the Miocene shark and ray fauna of Malta. *The Central Mediterranean Naturalist*, 3: 131-146

WEILER, W. (1938): Neue Untersuchungen an mitteloligozänen Fischen Ungarns. – *Geologica Hungarica*, Serie: Palaeontologica, 15: 1-31.

– (1943): Über einen pliozänen Fischrest aus Mazedonien. – *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 95: 210-213.

– (1957): Fischreste aus dem Tertiär von Epteroide südlich von Grossalmerode. – *Nichtizblätter des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung*, 85: 24-27.

WHITE, E.I. (1955): Notes on African Tertiary sharks. *Bulletin of the Geological Survey of Nigeria*, 5 (3): 319-325, pl. 1-2.

– (1956): The eocene Fishes of Alabama. – *Bulletins of American Paleontology*, 36 (156).

WHITENACK, L.B. and GOTTFRIED, M.D. (2010): A morphometric approach for addressing species delimitation in fossil *Isurus* (Chondrichthyes: Lamniformes). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(1): 17-25.

WHITENACK, L. B. & MOTTA P. J. (2010): Performance of shark teeth during puncture and draw: implications for the mechanics of cutting. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100, 271–286.

WINKLER, T.C. (1873): Mémoire sur des dents de Poissons du terrain bruxellien. – *Archives Museum Teyler*, 3(4): 10.

– (1874): Mémoire sur des dents de poissons du terrain bruxellien. – *Archives Museum Teyler*, 3(7): 295-304.

ZHELEZKO, V. & KOZLOV, V. (1999): Elasmobranchii and Palaeogene biostratigraphy of Transurals and Central Asia. – *Materials on stratigraphy and Palaeontology of the Urals*, 3, Russian Academy of Sciences Urals Branch Uralian Regional Interdepartment Stratigraphical Commission, Ekaterinburg. 324pp, 61pls.

<http://life.bio.sunysb.edu/ee/rohlf/software.html>

<http://life.bio.sunysb.edu/morph.html>

<http://www2.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>

<http://www.fe-lexikon.info/lexikon-n.html>

<http://wirtschaftslexikon.gabler.de/Archiv/4454/datenreduktion-v9.html>

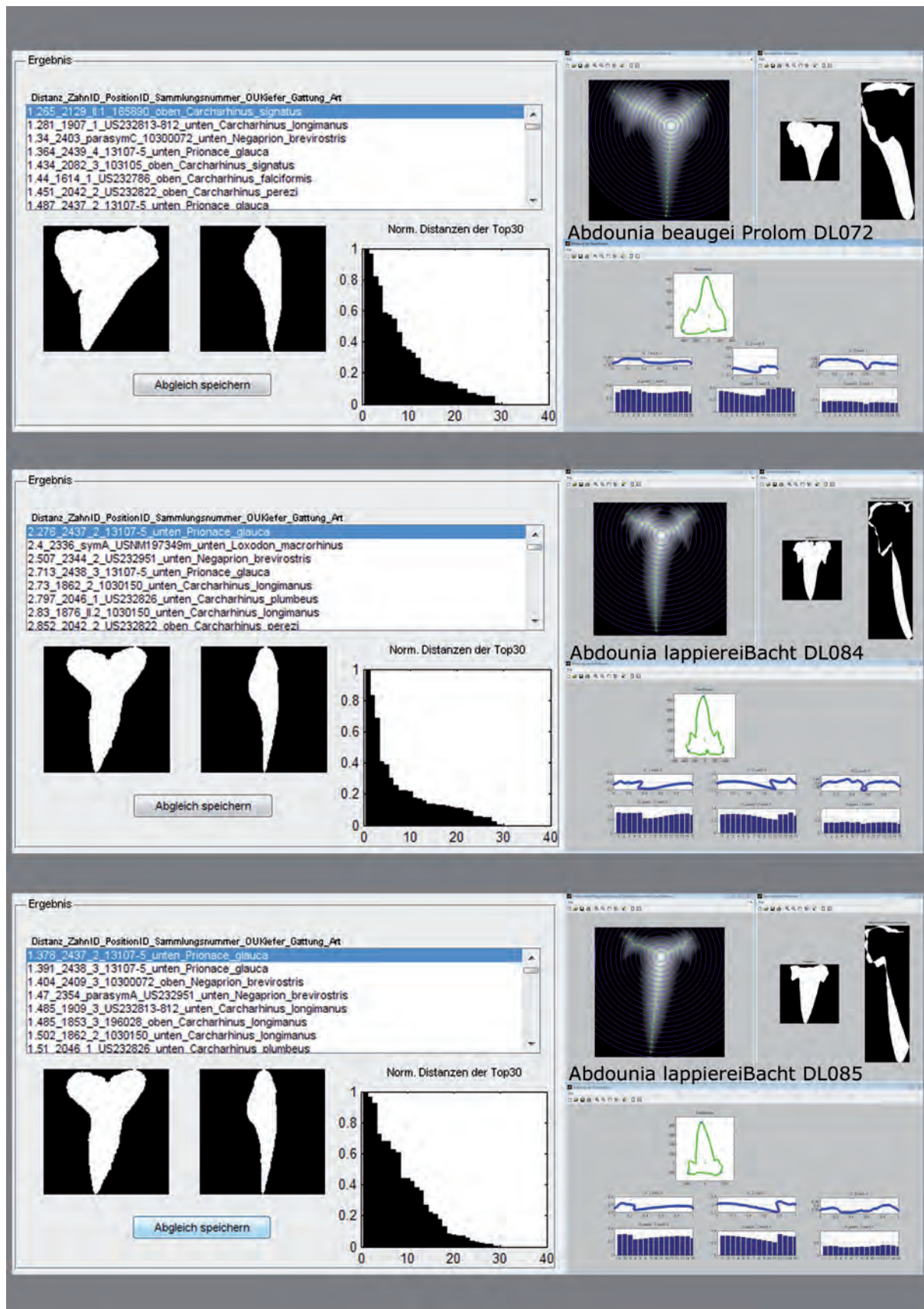




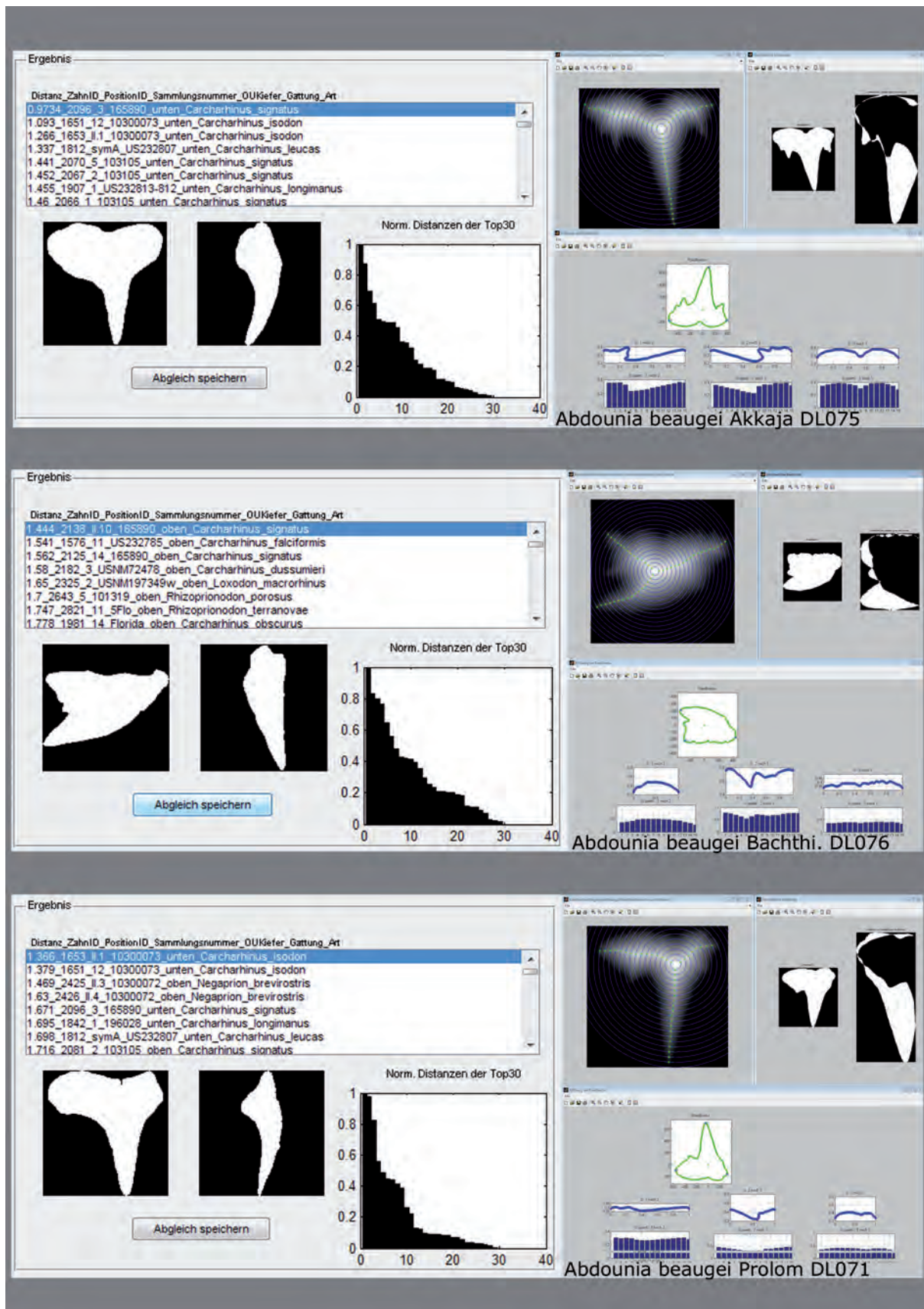


Tafelanhang



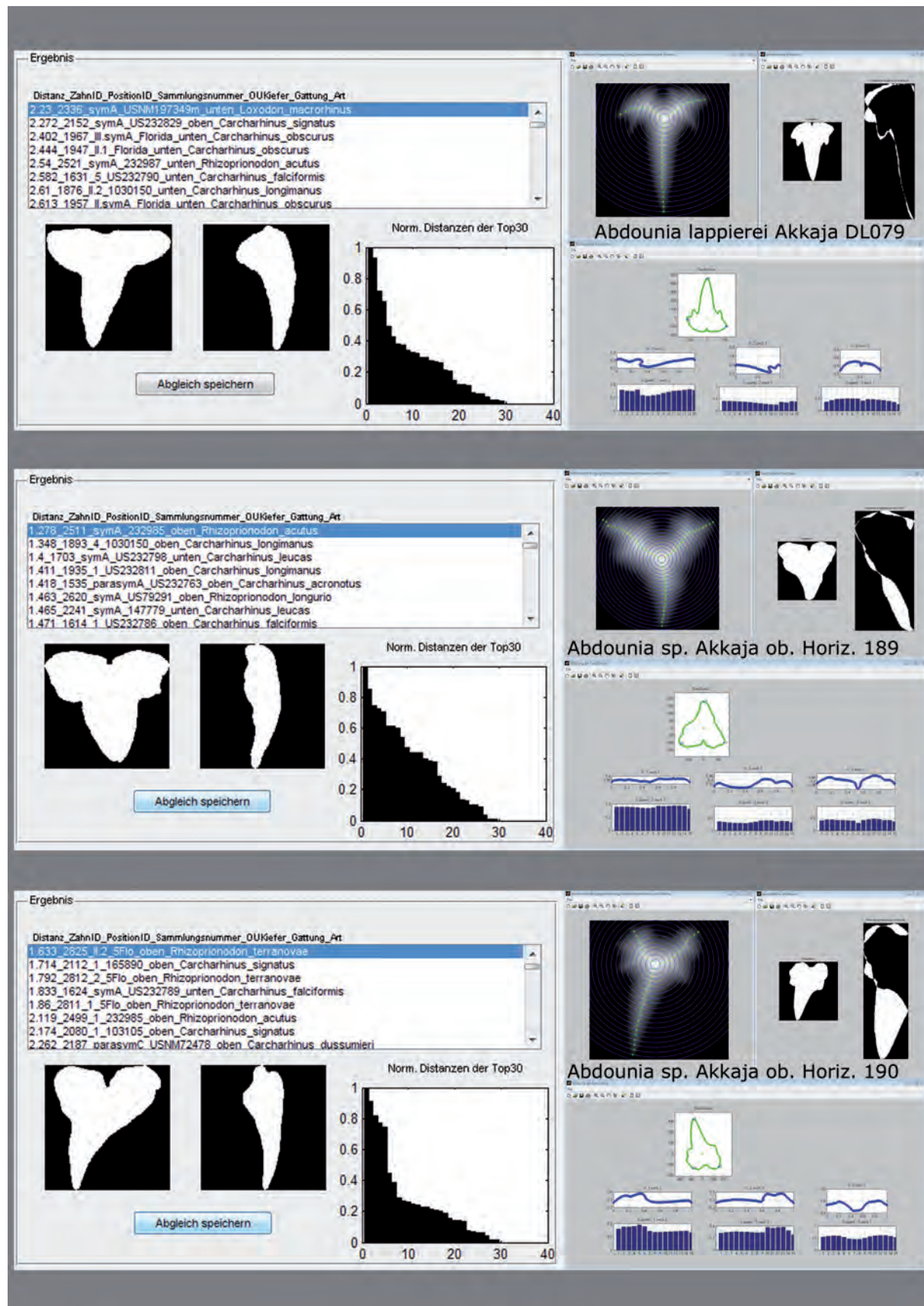


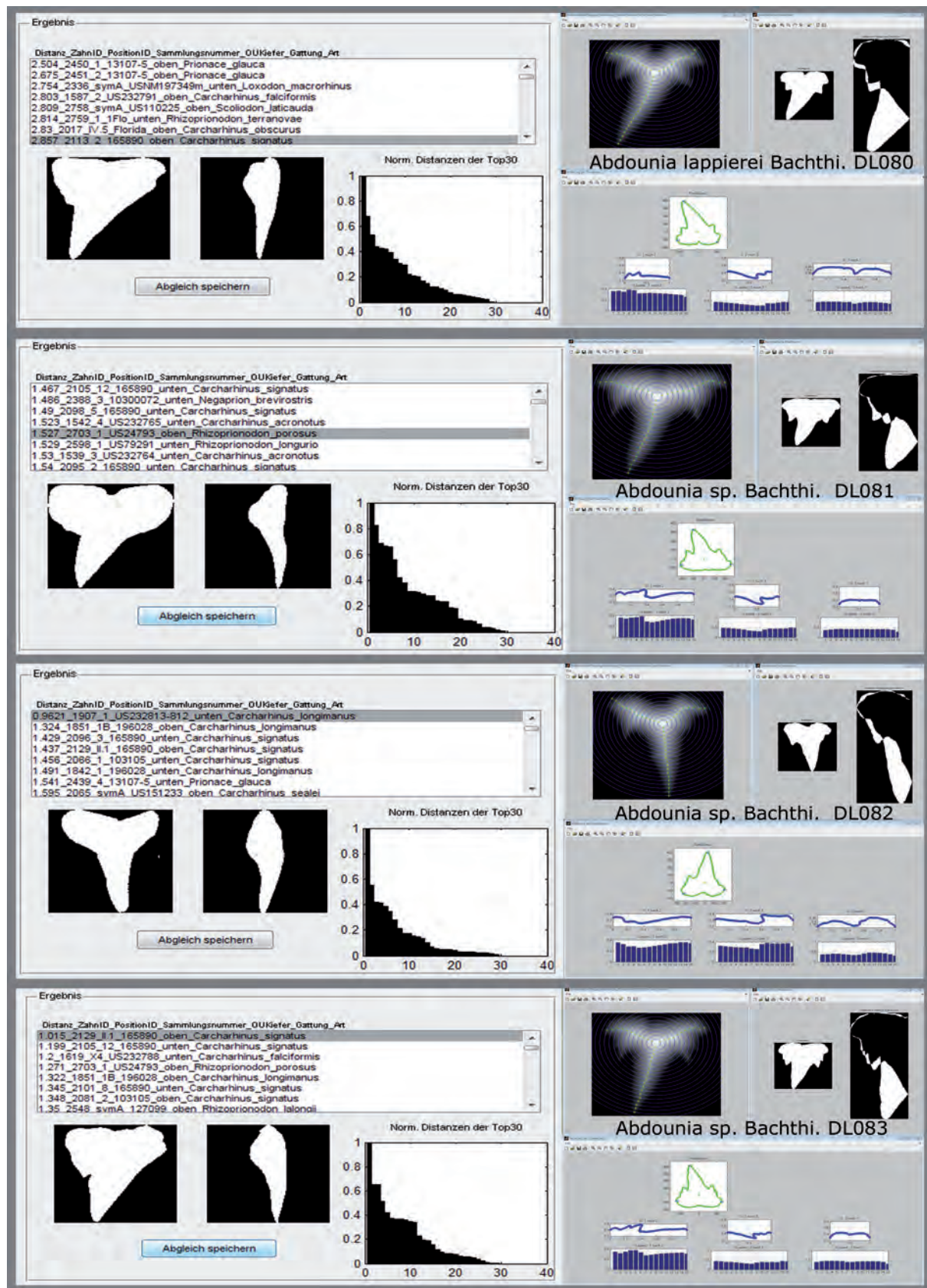
Tafel 1: AAM-Klassifikation der Gattung *Abdounia* 1.
 Oben: *Abdounia beaugei*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. DL 072 GPS Uni Leipzig
 Mitte: *Abdounia lappierei*, Lokalität Bachthisarai, Slg.Nr. DL 084 GPS Uni Leipzig
 Unten: *Abdounia lappierei*, Lokalität Bachthisarai, Slg.Nr. DL 085 GPS Uni Leipzig

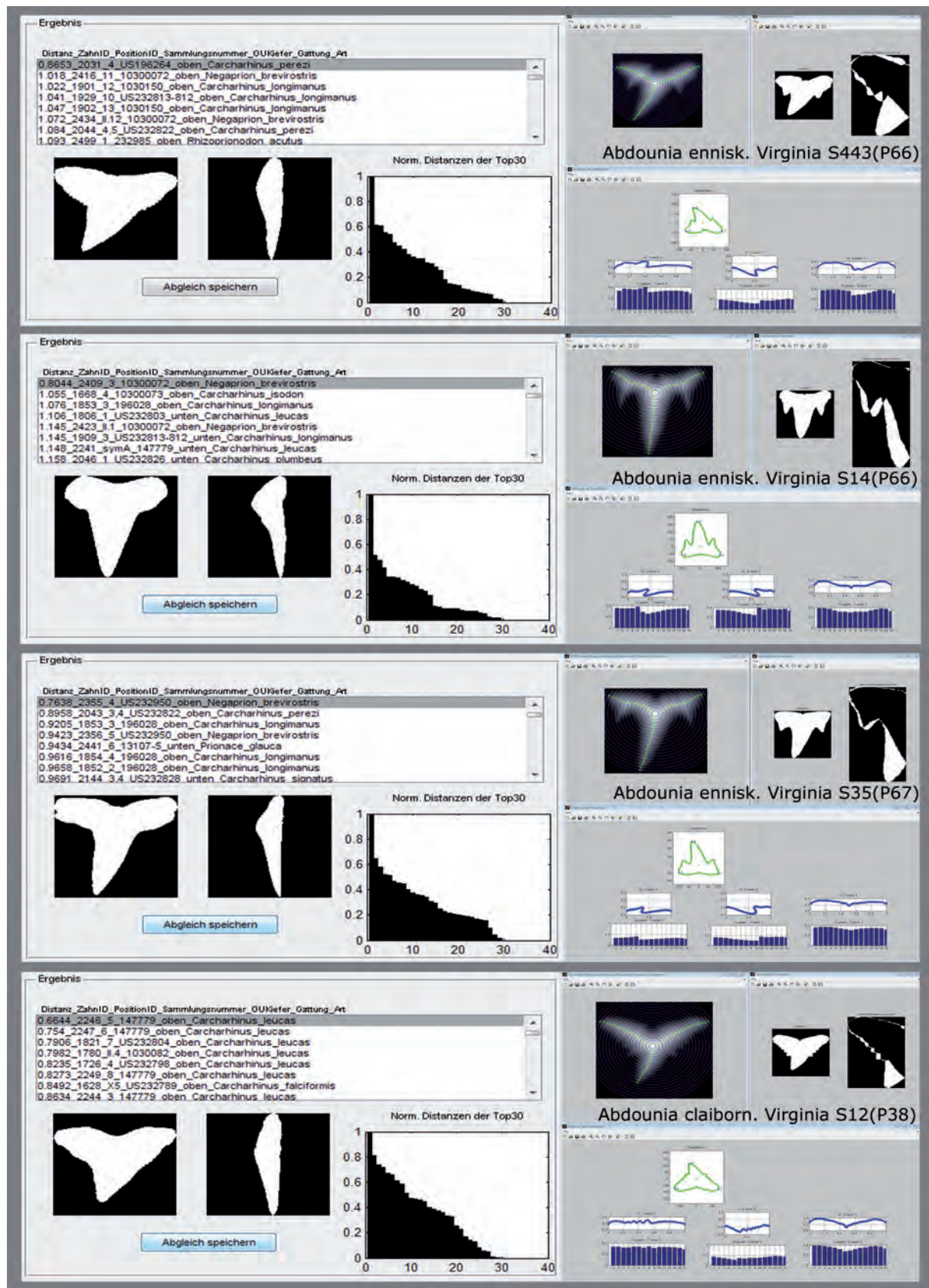


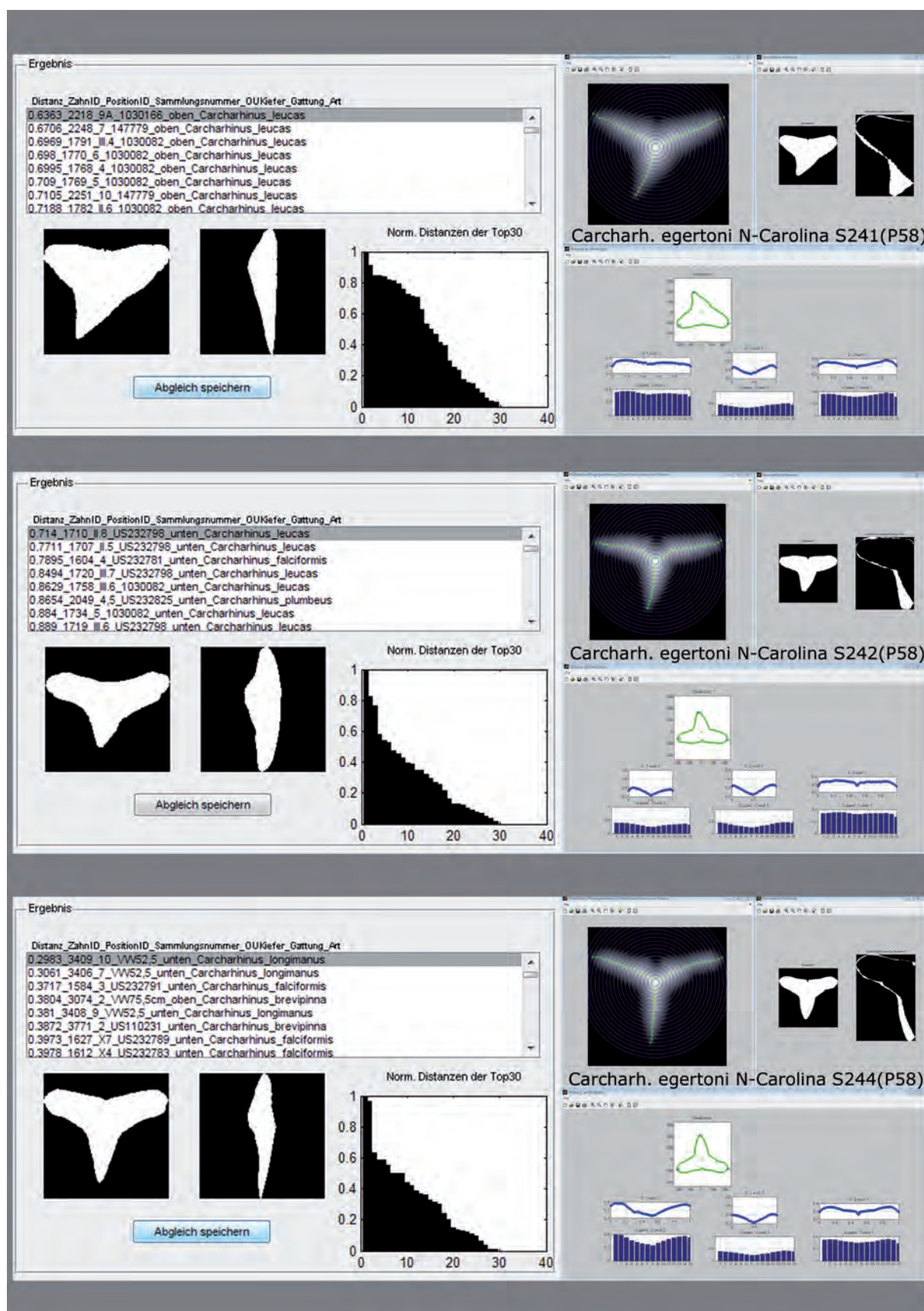
Tafel 2: AAM-Klassifikation der Gattung *Abdounia* 2.
 Oben: *Abdounia beaugei*, Lokalität Akkaja, Slg.Nr. DL 075 GPS Uni Leipzig
 Mitte: *Abdounia beaugei*, Lokalität Bachthisarai, Slg.Nr. DL 076 GPS Uni Leipzig
 Unten: *Abdounia beaugei*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. DL 071 GPS Uni Leipzig

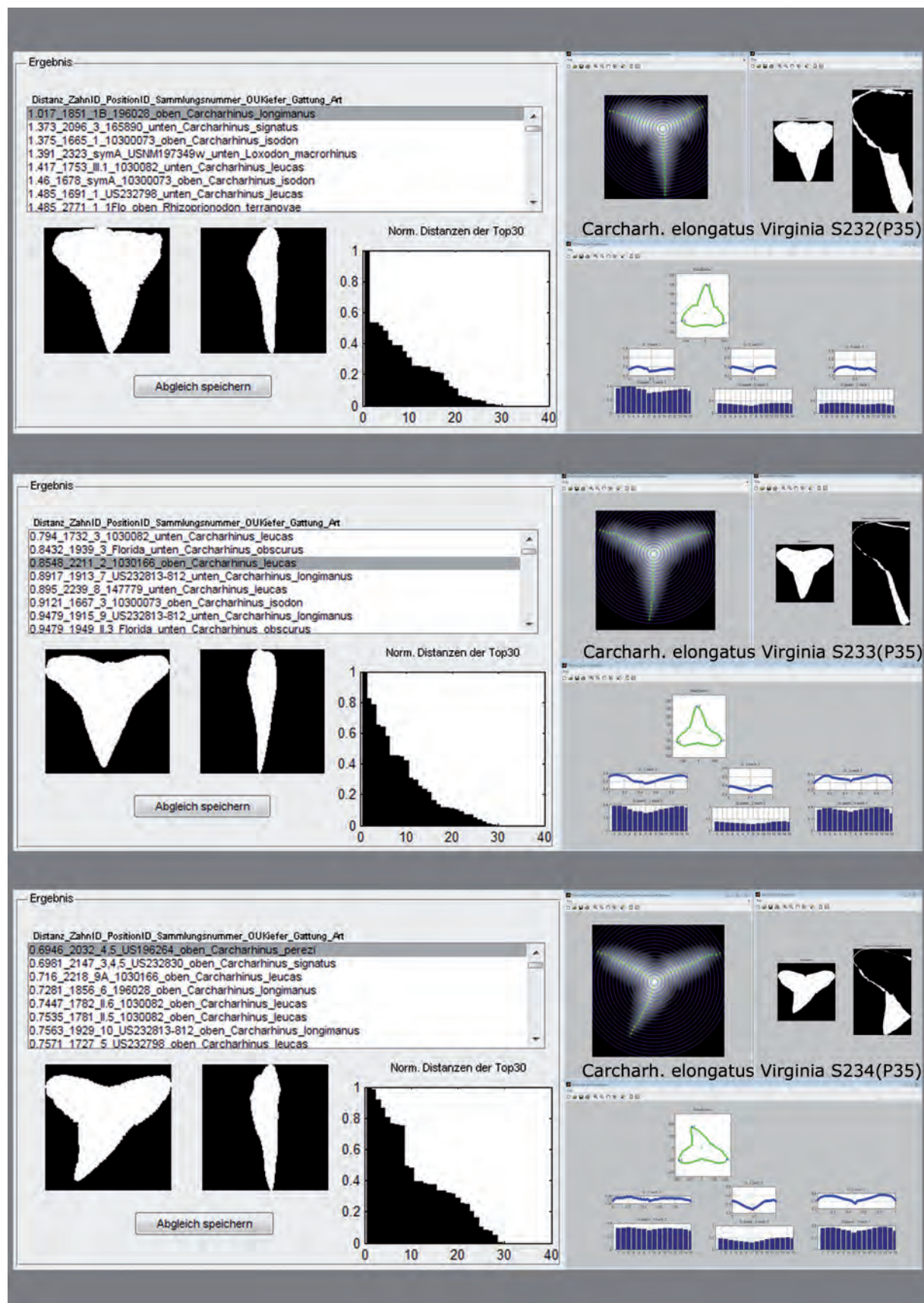


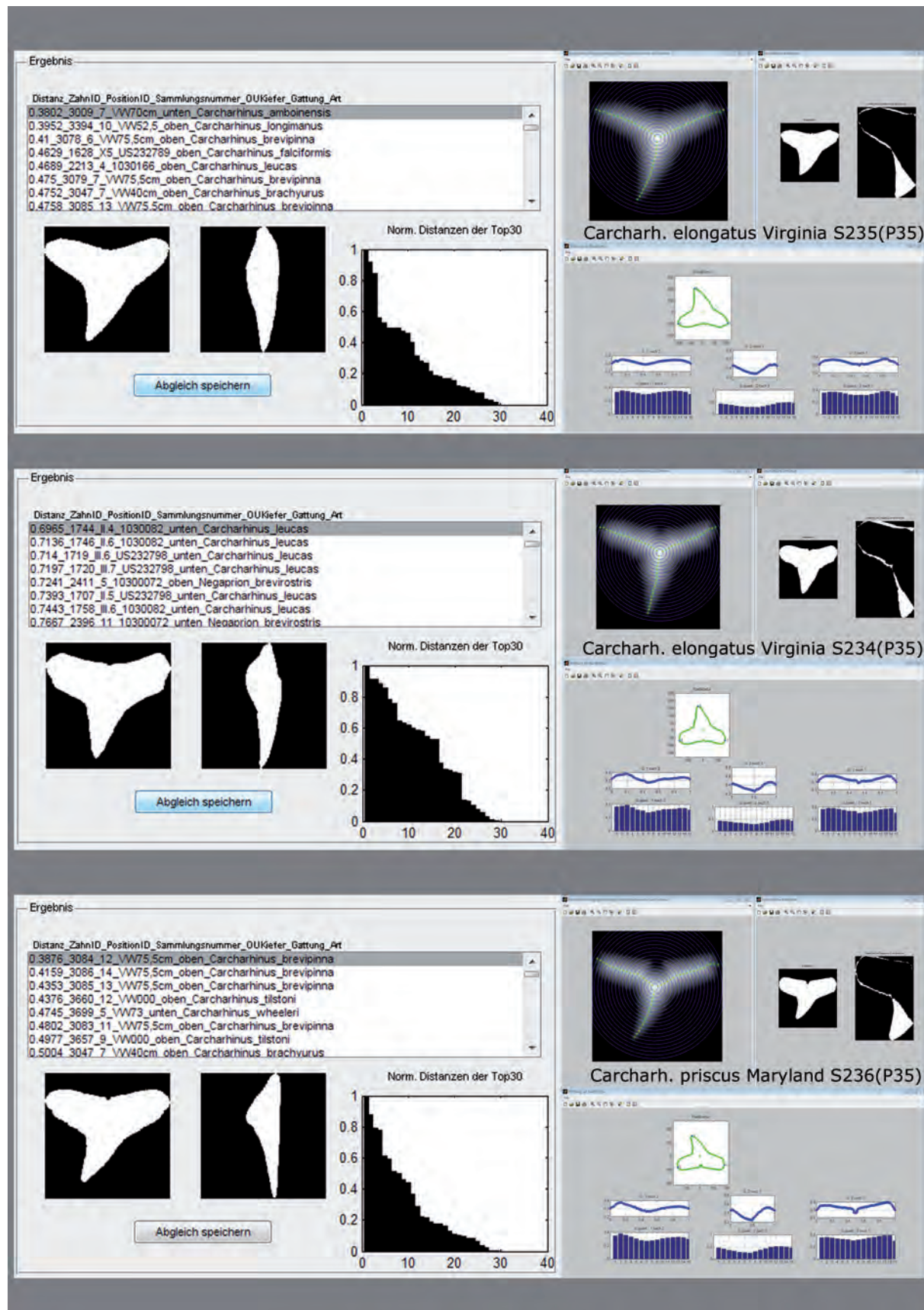
Tafel 3: AAM-Klassifikation der Gattung *Abdounia* 3.Oben: *Abdounia lappierei*, Lokalität Akkaja, Slg.Nr. DL 079 GPS Uni LeipzigMitte: *Abdounia* sp., Lokalität Akkaja, Slg.Nr. ob. Horiz. 189 GPS Uni LeipzigUnten: *Abdounia* sp., Lokalität Akkaja, Slg.Nr. ob. Horiz. 190 GPS Uni Leipzig

Tafel 4: AAM-Klassifikation der Gattung *Abdounia* 4.Oben: *Abdounia lappierei*, Lokalität Bachthisarai, Slg.Nr. DL 080 GPS Uni LeipzigMitte oben: *Abdounia* sp., Lokalität Bachthisarai, Slg.Nr. DL 081 GPS Uni LeipzigMitte unten: *Abdounia* sp., Lokalität Bachthisarai, Slg.Nr. DL 082 GPS Uni LeipzigUnten: *Abdounia* sp., Lokalität Akkaja, Slg.Nr. ob. Horiz. 190 GPS Uni Leipzig

Tafel 5: AAM-Klassifikation der Gattung *Abdounia* 5.Oben: *Abdounia enniskilleni*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S443(P66) GPS Uni LeipzigMitte: *Abdounia enniskilleni*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S14(P66) GPS Uni LeipzigMitte: *Abdounia enniskilleni*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S35(P67) GPS Uni LeipzigUnten: *Abdounia claibornensis*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S12(P38) GPS Uni Leipzig

Tafel 6: AAM-Klassifikation der Gattung *Carcharhinus* 1.Oben: *Carcharhinus egertoni*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S241(P58) GPS Uni LeipzigMitte: *Carcharhinus egertoni*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S242(P58) GPS Uni LeipzigUnten: *Carcharhinus egertoni*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S244(P58) GPS Uni Leipzig

Tafel 7: AAM-Klassifikation der Gattung *Carcharhinus* 2.Oben: *Carcharhinus elongatus*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S232(P35) GPS Uni LeipzigMitte: *Carcharhinus elongatus*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S233(P35) GPS Uni LeipzigUnten: *Carcharhinus elongatus*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S234(P35) GPS Uni Leipzig



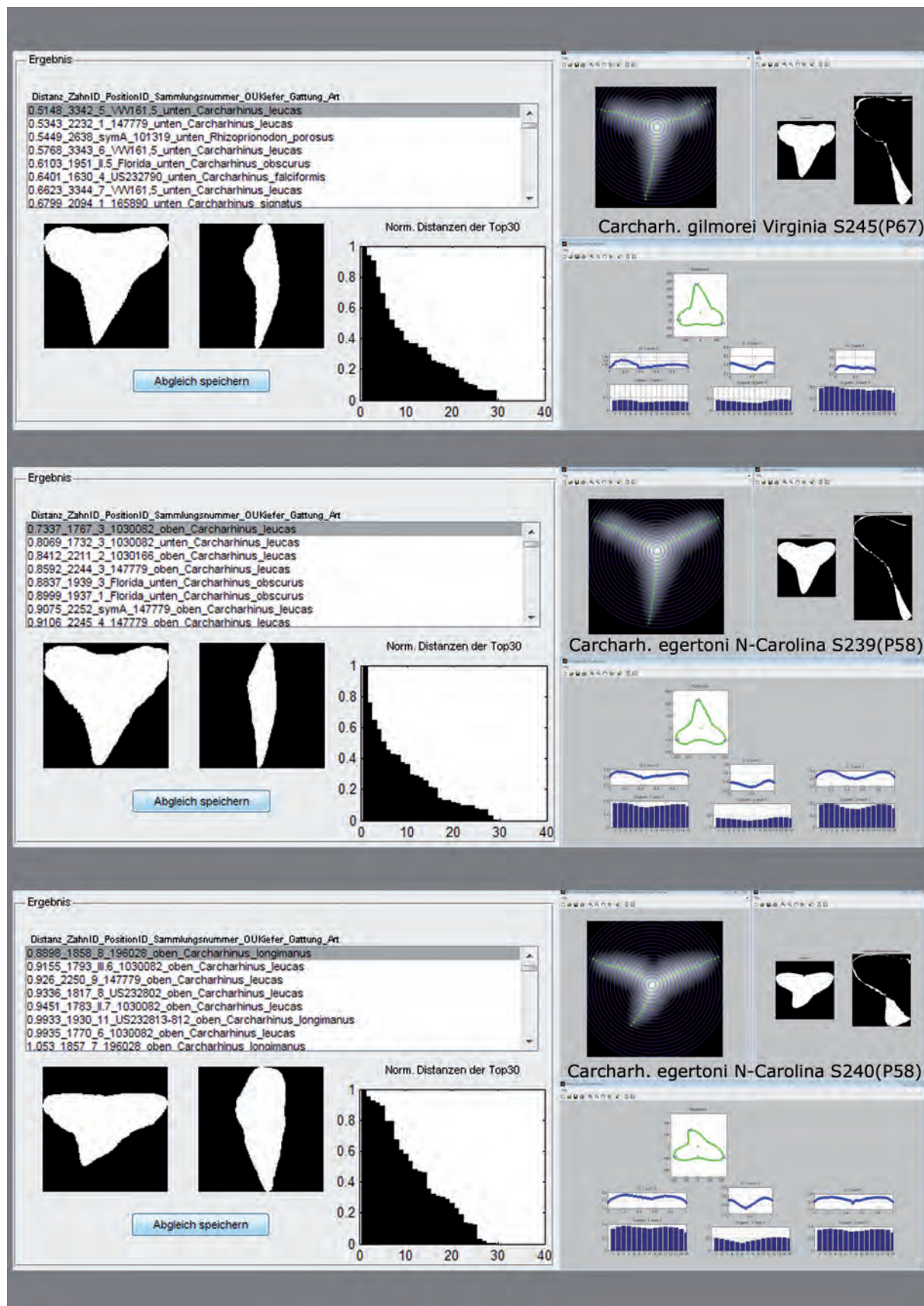
Tafel 8: AAM-Klassifikation der Gattung *Carcharhinus* 3.

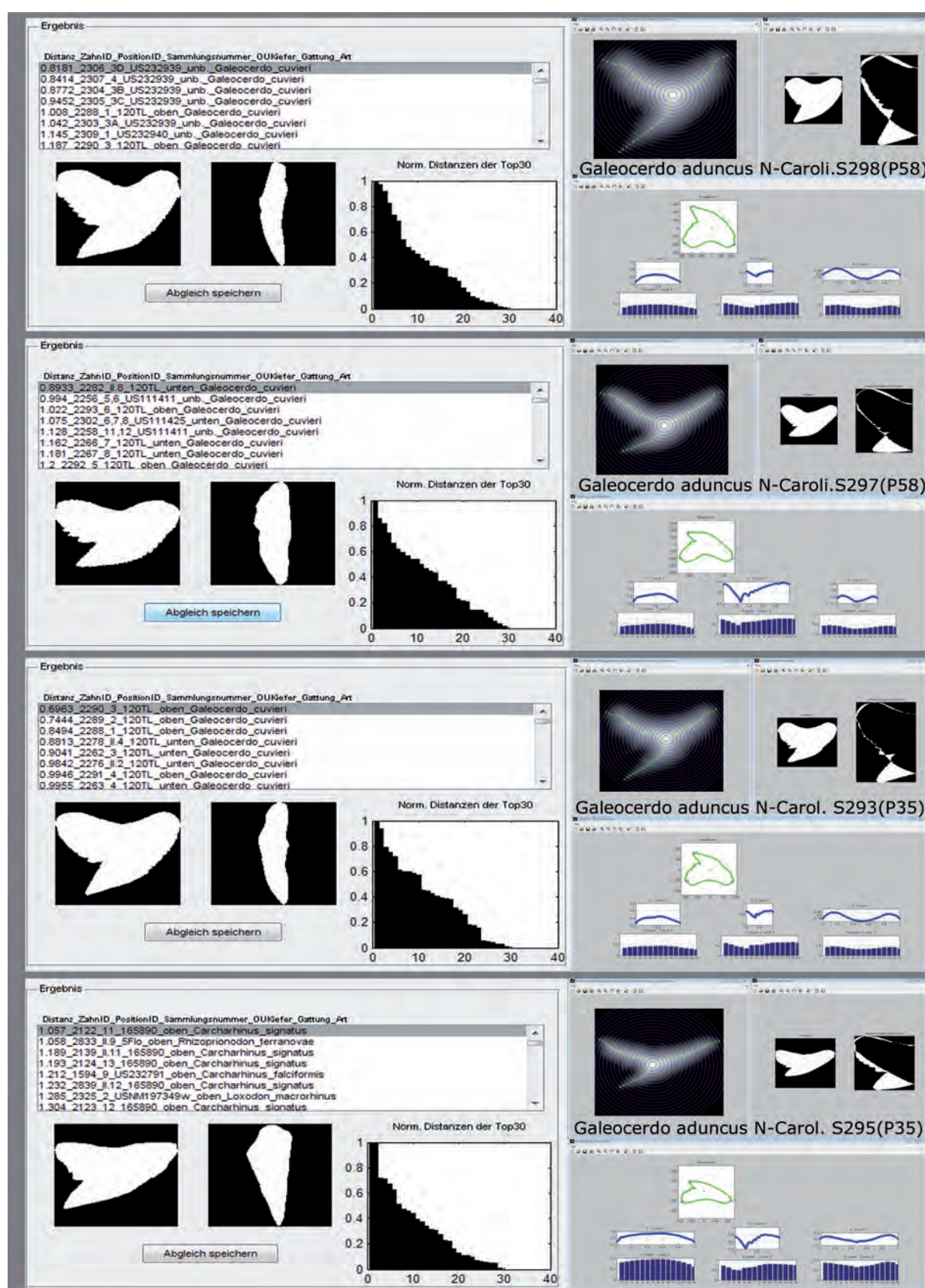
Oben: *Carcharhinus elongatus*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S235(P35) GPS Uni Leipzig

Mitte: *Carcharhinus elongatus*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S234(P35) GPS Uni Leipzig

Unten: *Carcharhinus priscus*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S236(P35) GPS Uni Leipzig



Tafel 9: AAM-Klassifikation der Gattung *Carcharhinus* 3.Oben: *Carcharhinus gilmorei*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S245(P67) GPS Uni LeipzigMitte: *Carcharhinus egertoni*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S239(P58) GPS Uni LeipzigUnten: *Carcharhinus egertoni*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S240(P58) GPS Uni Leipzig

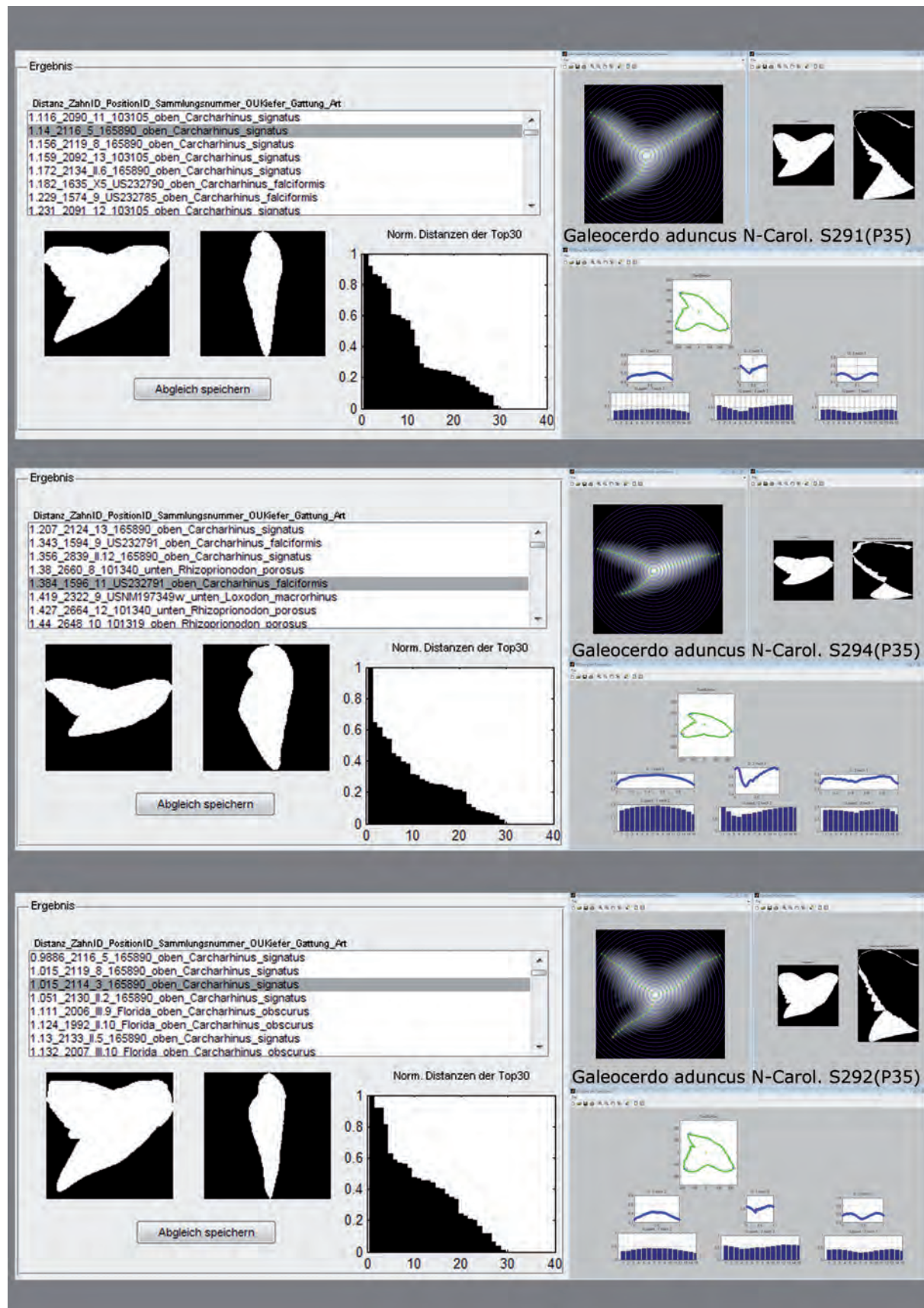

Tafel 10: AAM-Klassifikation der Gattung *Galeocerdo* 1.

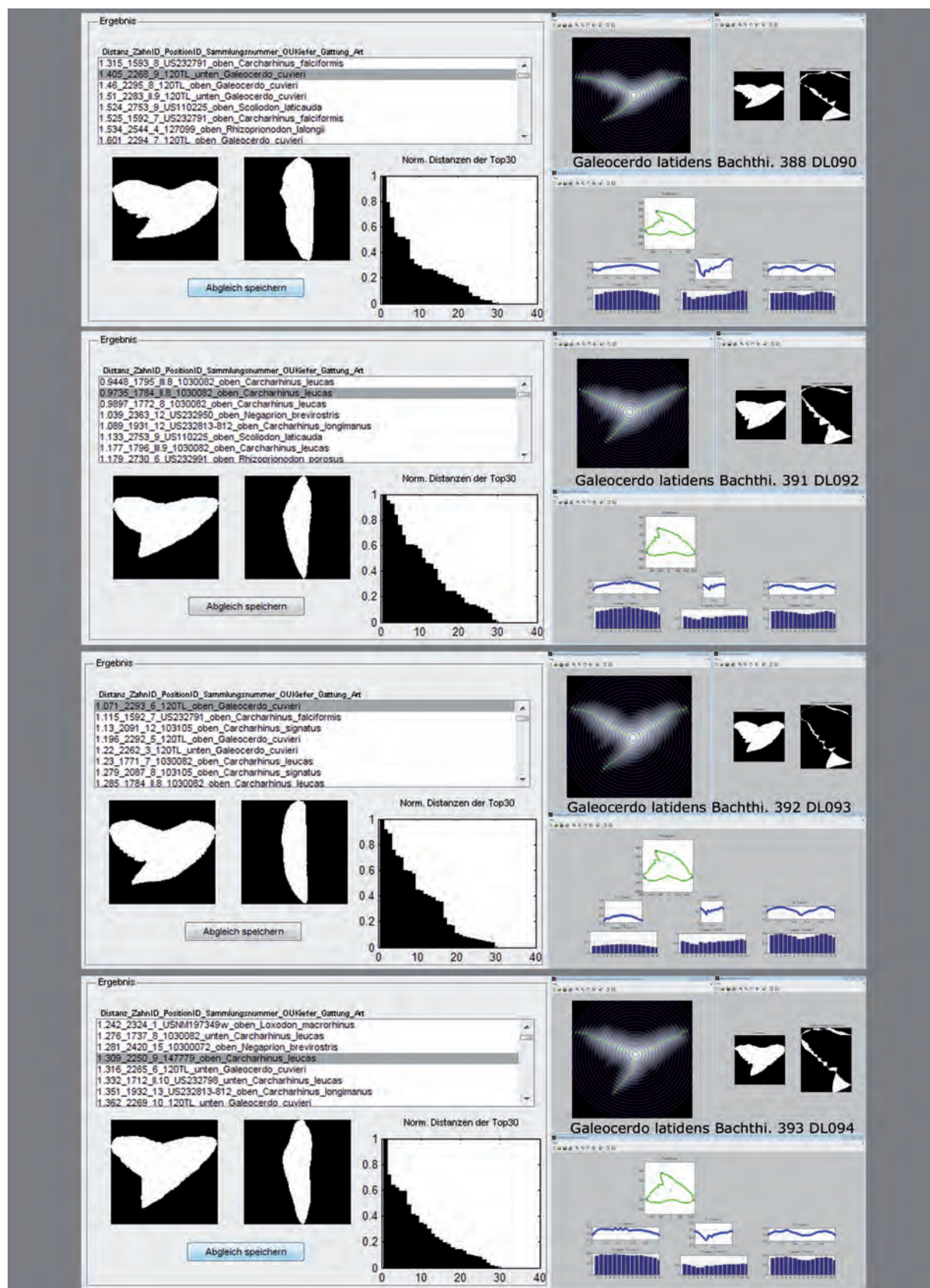
Oben: *Galeocerdo aduncus*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S298(P58) GPS Uni Leipzig

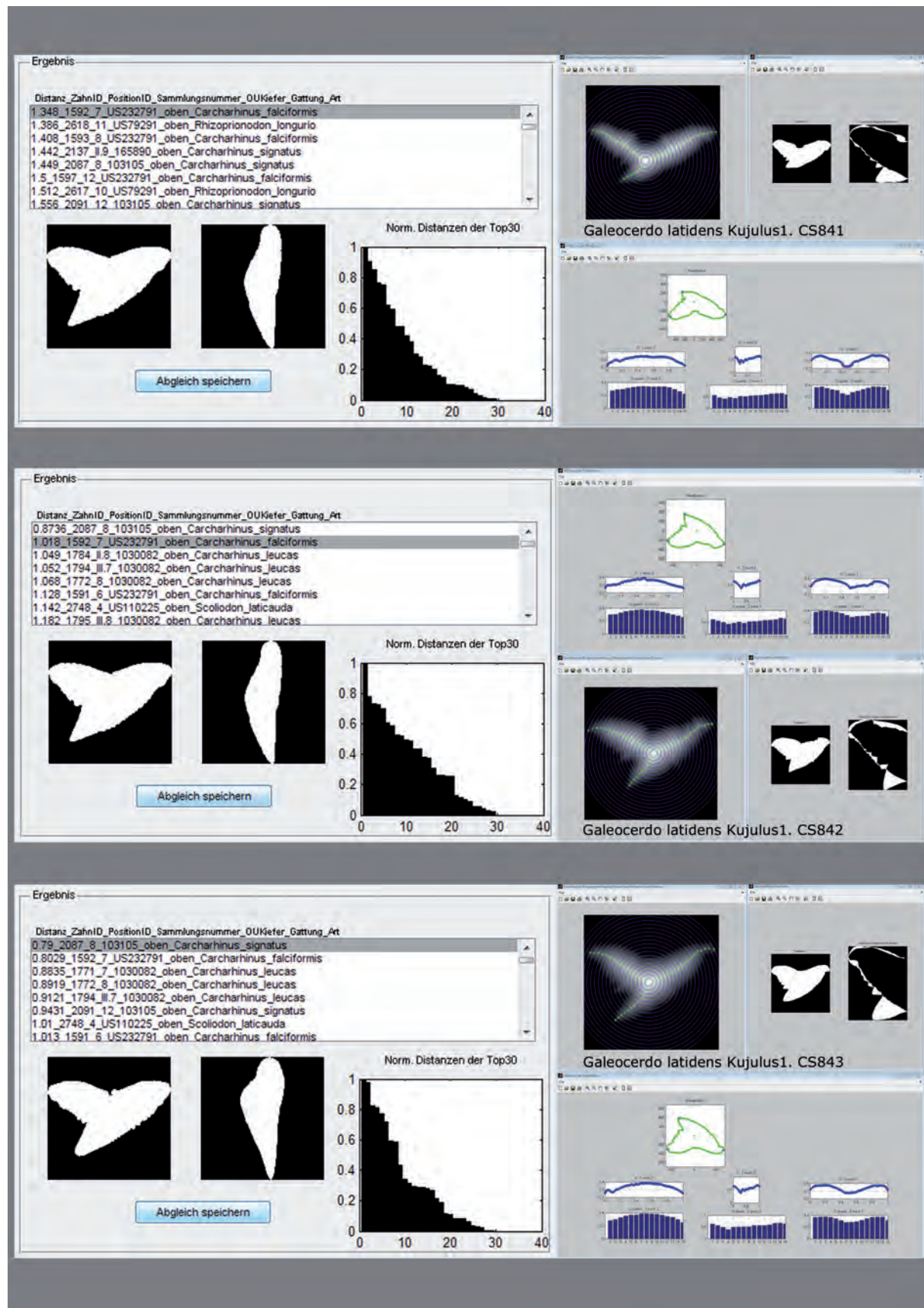
Mitte oben: *Galeocerdo aduncus*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S297(P58) GPS Uni Leipzig

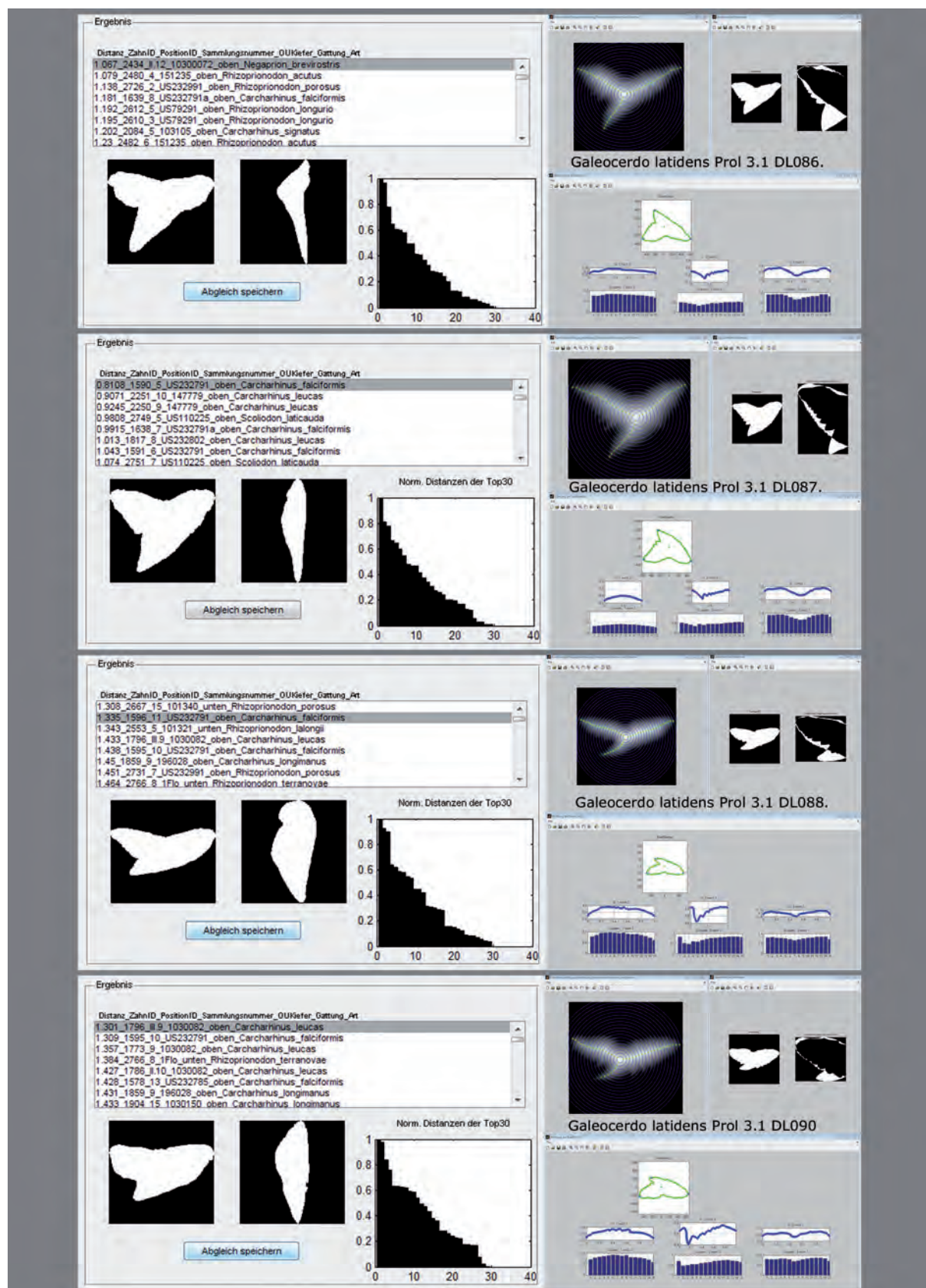
Mitte unten: *Galeocerdo aduncus*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S293(P35) GPS Uni Leipzig

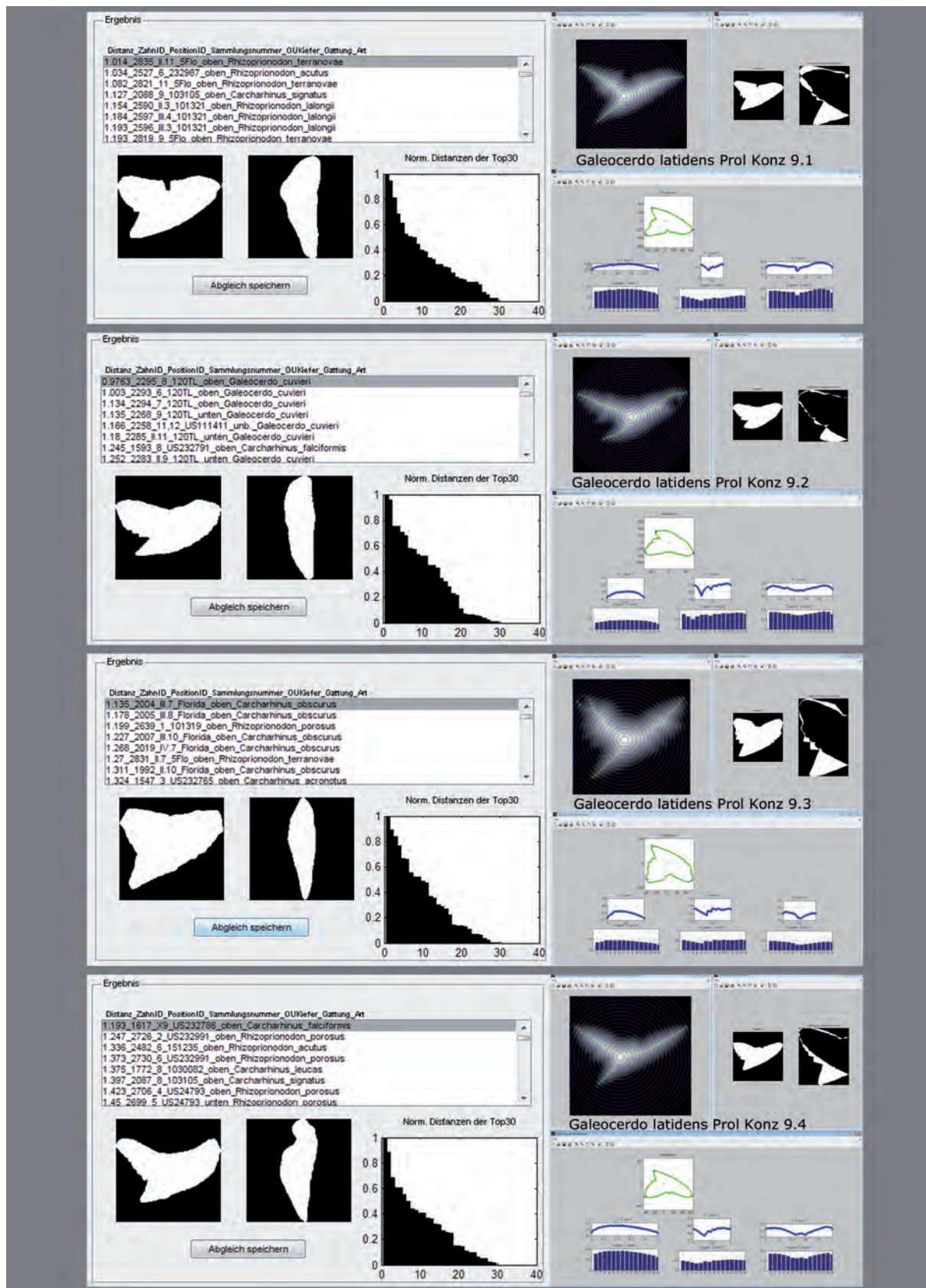
Unten: *Galeocerdo aduncus*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. Slg.Nr. S295(P35) GPS Uni Leipzig

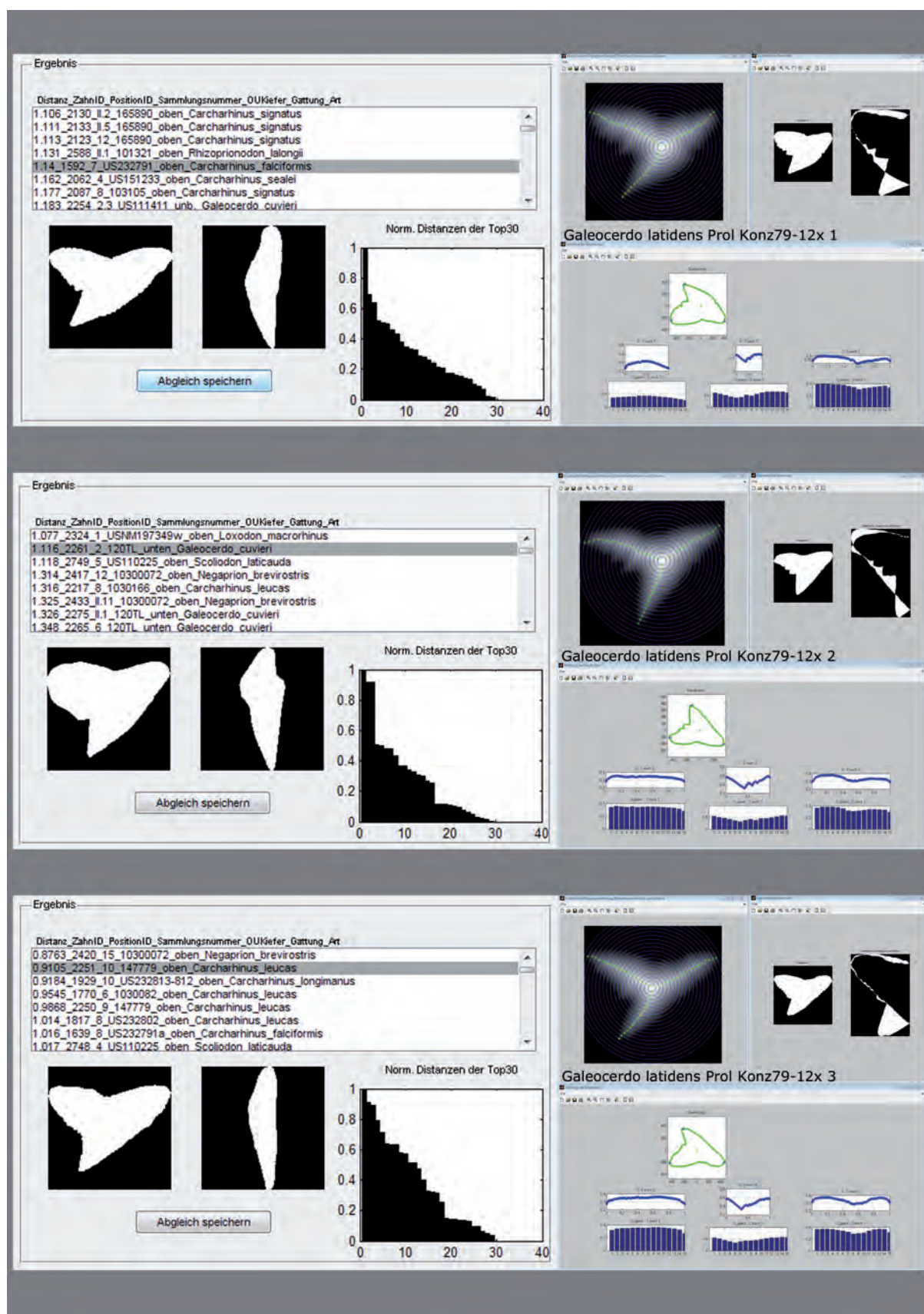

Tafel 11: AAM-Klassifikation der Gattung *Galeocerdo* 2.Oben: *Galeocerdo aduncus*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S291(P35) GPS Uni LeipzigMitte: *Galeocerdo aduncus*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S294(P35) GPS Uni LeipzigUnten: *Galeocerdo aduncus*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S292(P35) GPS Uni Leipzig

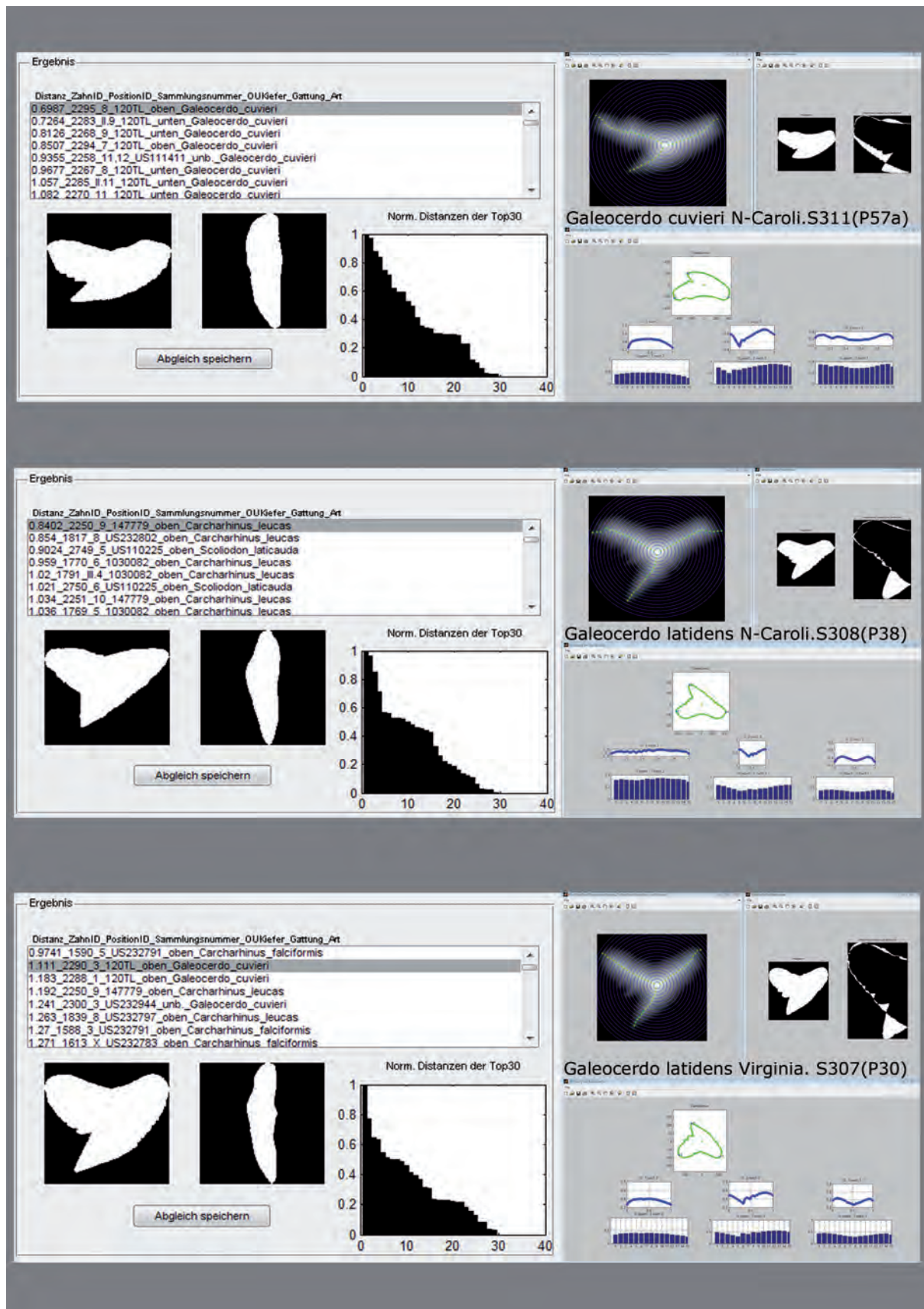
Tafel 12: AAM-Klassifikation der Gattung *Galeocerdo* 3.Oben: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Bachthisarai, Slg.Nr. DL090 GPS Uni LeipzigMitte oben: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Bachthisarai, Slg.Nr. DL092 GPS Uni LeipzigMitte unten: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Bachthisarai, Slg.Nr. DL093 GPS Uni LeipzigUnten: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Bachthisarai, Slg.Nr. Slg.Nr. DL094 GPS Uni Leipzig

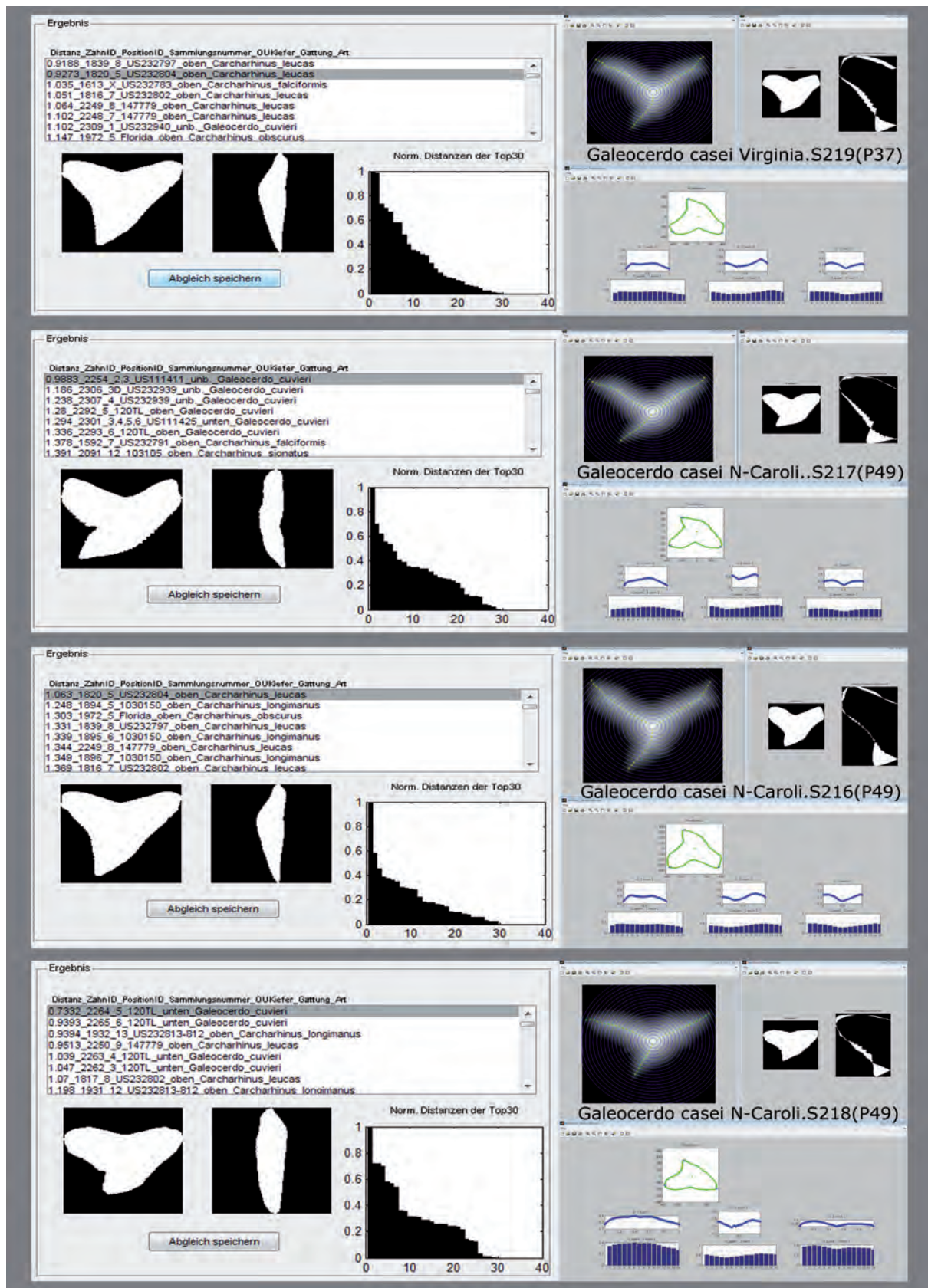
Tafel 13: AAM-Klassifikation der Gattung *Galeocerdo* 4.Oben: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Kujulus, Slg.Nr. CS841 GPS Uni LeipzigMitte: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Kujulus, Slg.Nr. CS842 GPS Uni LeipzigUnten: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Kujulus, Slg.Nr. CS843 GPS Uni Leipzig

Tafel 14: AAM-Klassifikation der Gattung *Galeocерdo* 5.Oben: *Galeocерdo latidens*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. DL086 GPS Uni LeipzigMitte oben: *Galeocерdo latidens*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. DL087 GPS Uni LeipzigMitte unten: *Galeocерdo latidens*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. DL088 GPS Uni LeipzigUnten: *Galeocерdo latidens*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Slg.Nr. DL090 GPS Uni Leipzig

Tafel 15: AAM-Klassifikation der Gattung *Galeocerdo* 6.Oben: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Konz. 9.1 GPS Uni LeipzigMitte oben: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Konz. 9.2 GPS Uni LeipzigMitte unten: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Konz. 9.3 GPS Uni LeipzigUnten: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Slg.Nr. Konz. 9.4 GPS Uni Leipzig

Tafel 16: AAM-Klassifikation der Gattung *Galeocerdo* 7.Oben: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Konz79 12x1 GPS Uni LeipzigMitte: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Konz79 12x2 GPS Uni LeipzigUnten: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Konz79 12x3 GPS Uni Leipzig

Tafel 17: AAM-Klassifikation der Gattung *Galeocerdo* 8.Oben: *Galeocerdo cuvier*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S311(P57a) GPS Uni LeipzigMitte: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S308(P38) GPS Uni LeipzigUnten: *Galeocerdo latidens*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S307(P30) GPS Uni Leipzig



Tafel 18: AAM-Klassifikation der Gattung *Galeocerdo* 9.

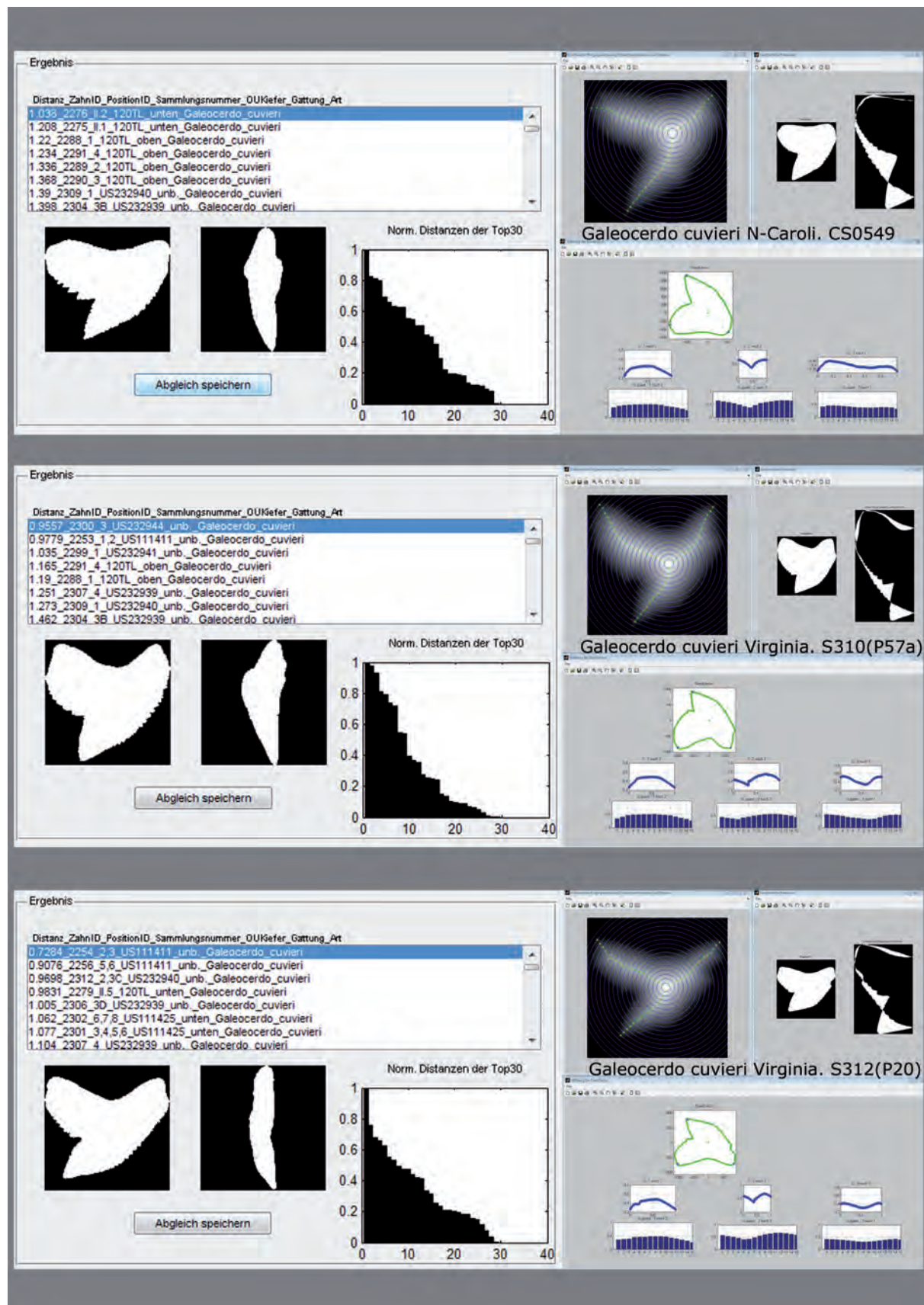
Oben: *Galeocerdo casei*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S219(P37) GPS Uni Leipzig

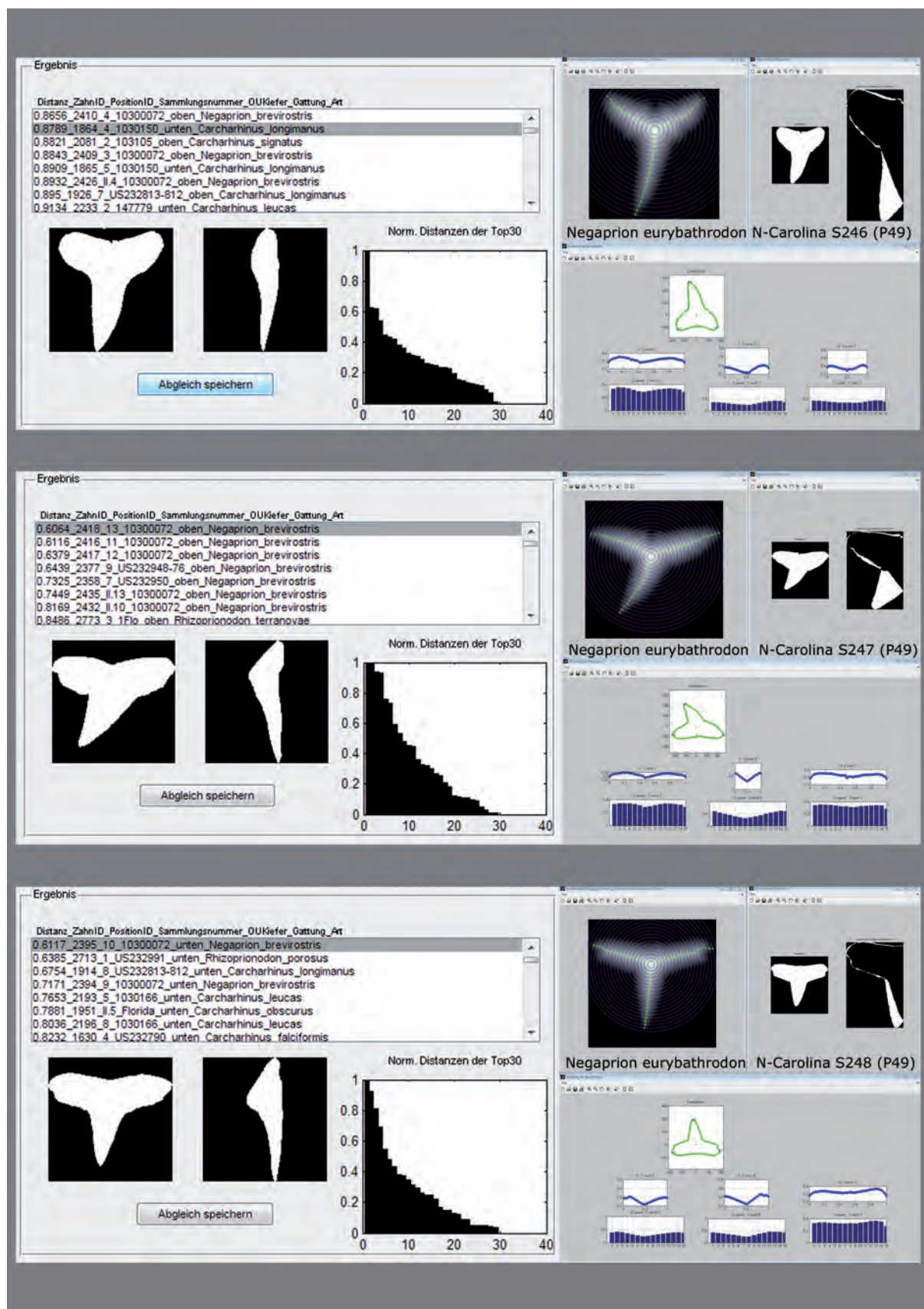
Mitte oben: *Galeocerdo casei*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S217(P49) GPS Uni Leipzig

Mitte unten: *Galeocerdo casei*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S216(P49) GPS Uni Leipzig

Unten: *Galeocerdo casei*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. Slg.Nr. S218(P49) GPS Uni Leipzig

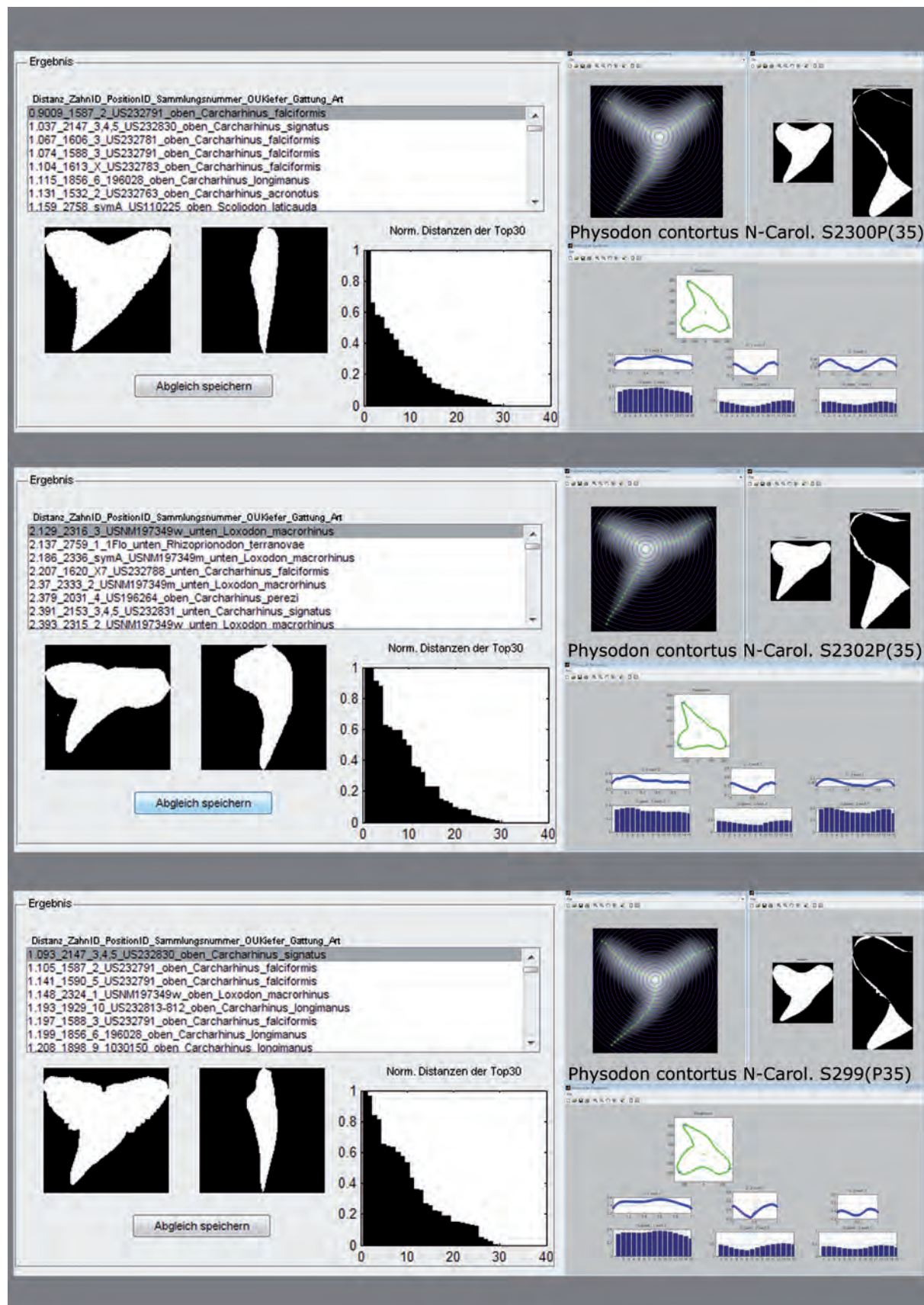


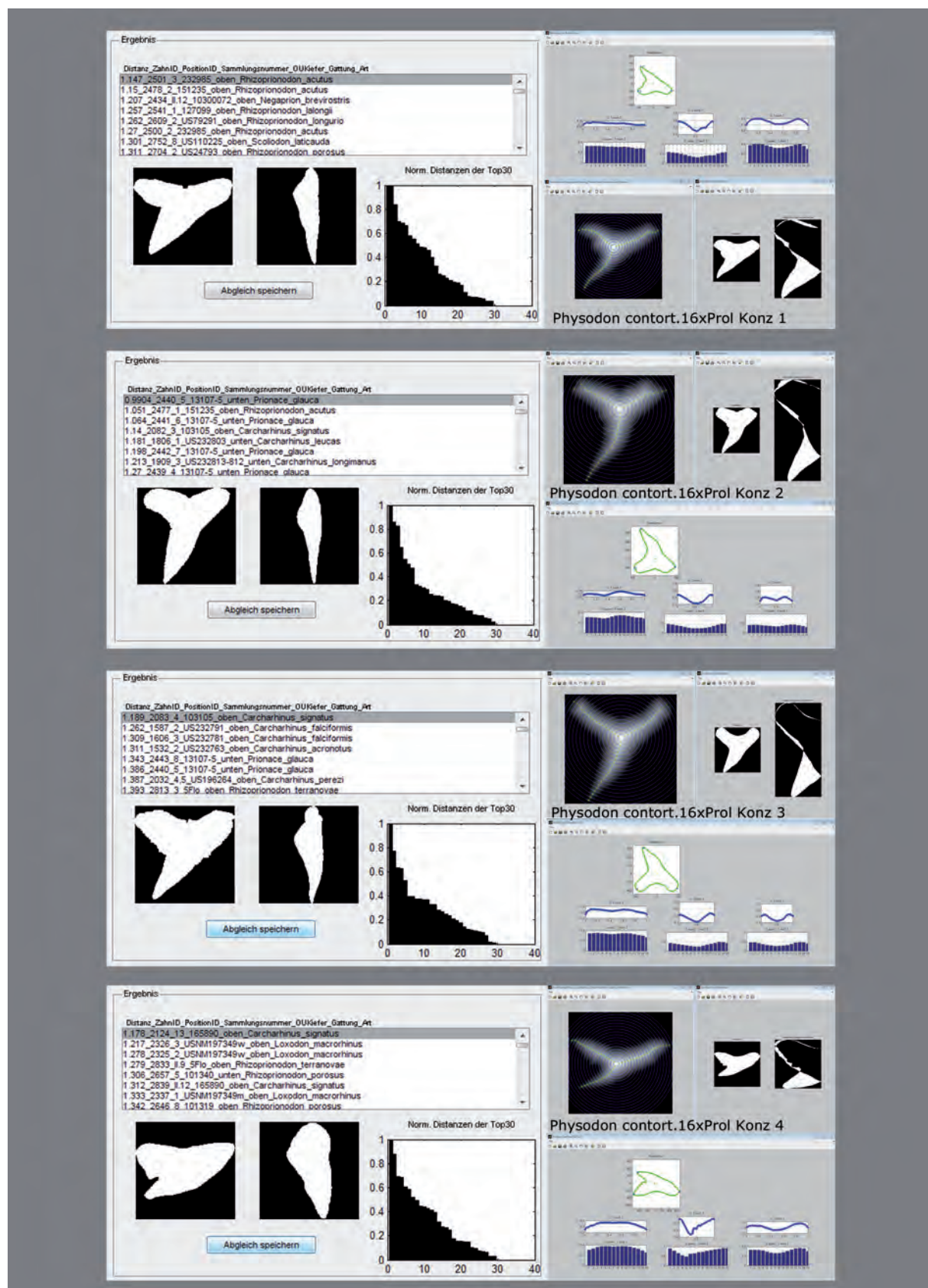
Tafel 19: AAM-Klassifikation der Gattung *Galeocerdo* 10.Oben: *Galeocerdo cuvier*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. CS0549 GPS Uni LeipzigMitte: *Galeocerdo cuvier*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S310(P57a) GPS Uni LeipzigUnten: *Galeocerdo cuvier*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S312(P20) GPS Uni Leipzig

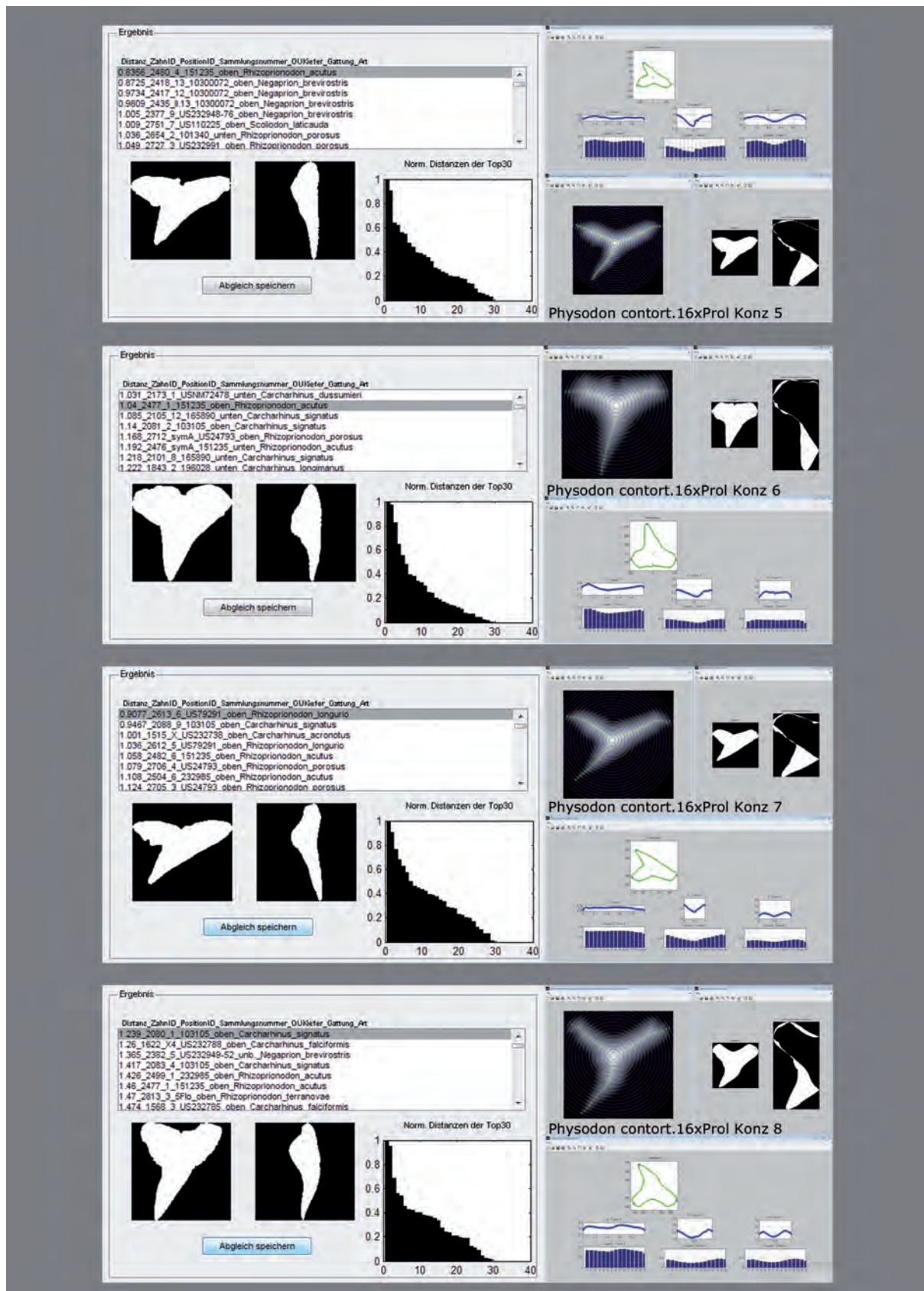


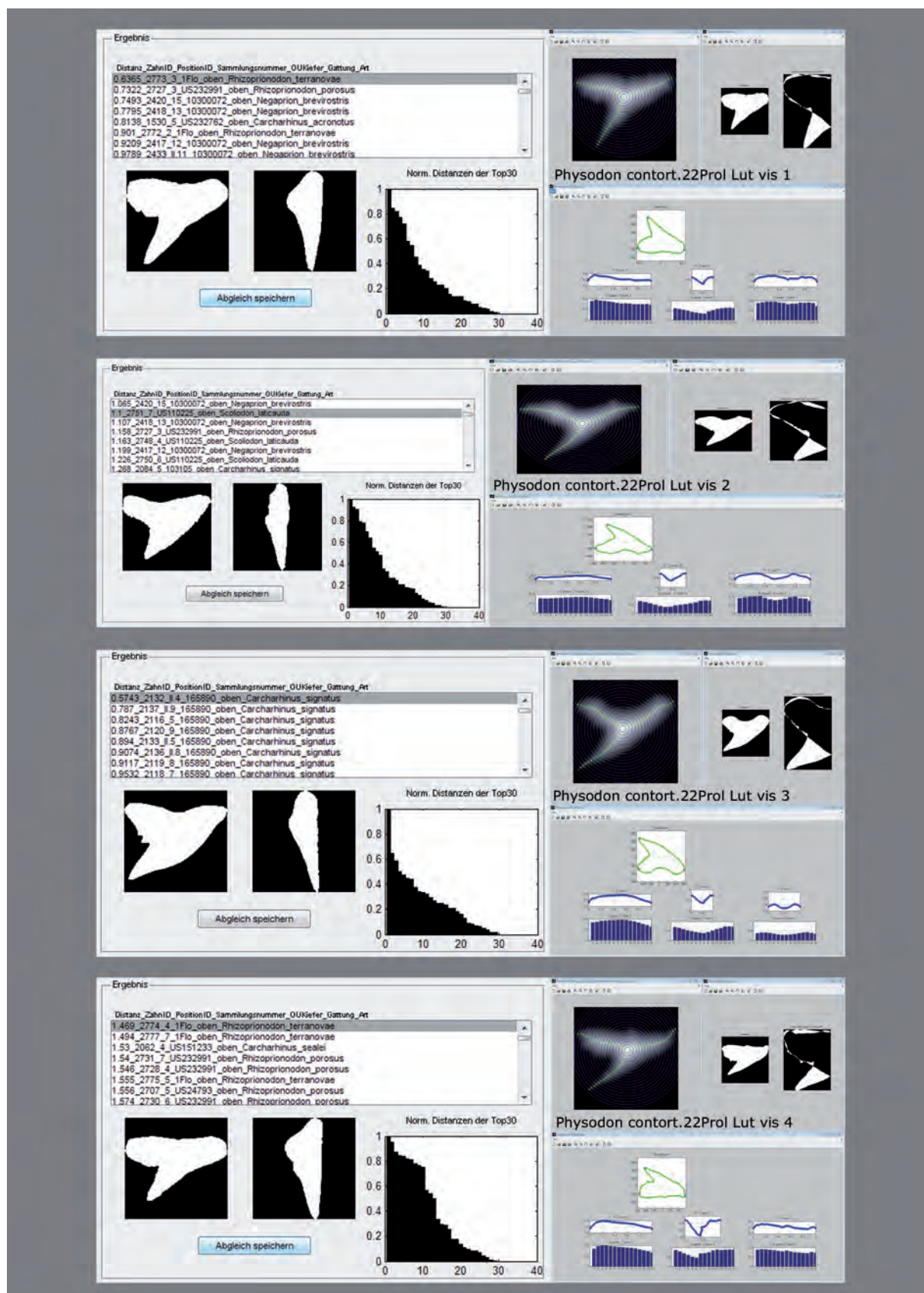
Tafel 20: AAM-Klassifikation der Gattung *Negaprion*.
 Oben: *Negaprion eurybathrodon*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S0246(P49) GPS Uni Leipzig
 Mitte: *Galeocerdo cuvier*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S247(P49) GPS Uni Leipzig
 Unten: *Galeocerdo cuvier*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S248(P49) GPS Uni Leipzig



Tafel 21: AAM-Klassifikation der Gattung *Physodon* 1.Oben: *Physodon contortus*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S2300(P35) GPS Uni LeipzigMitte: *Physodon contortus*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S2302(P35) GPS Uni LeipzigUnten: *Physodon contortus*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S299(P35) GPS Uni Leipzig

Tafel 22: AAM-Klassifikation der Gattung *Physodon* 2.Oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 16xProl Konz 1 GPS Uni LeipzigMitte oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 16xProl Konz 2 GPS Uni LeipzigMitte unten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 16xProl Konz 3 GPS Uni LeipzigUnten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Slg.Nr. 16xProl Konz 4 GPS Uni Leipzig

Tafel 23: AAM-Klassifikation der Gattung *Physodon* 3.Oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 16xProl Konz 5 GPS Uni LeipzigMitte oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 16xProl Konz 7 GPS Uni LeipzigMitte unten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 16xProl Konz 7 GPS Uni LeipzigUnten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 16xProl Konz 8 GPS Uni Leipzig



Tafel 24: AAM-Klassifikation der Gattung *Physodon* 4.

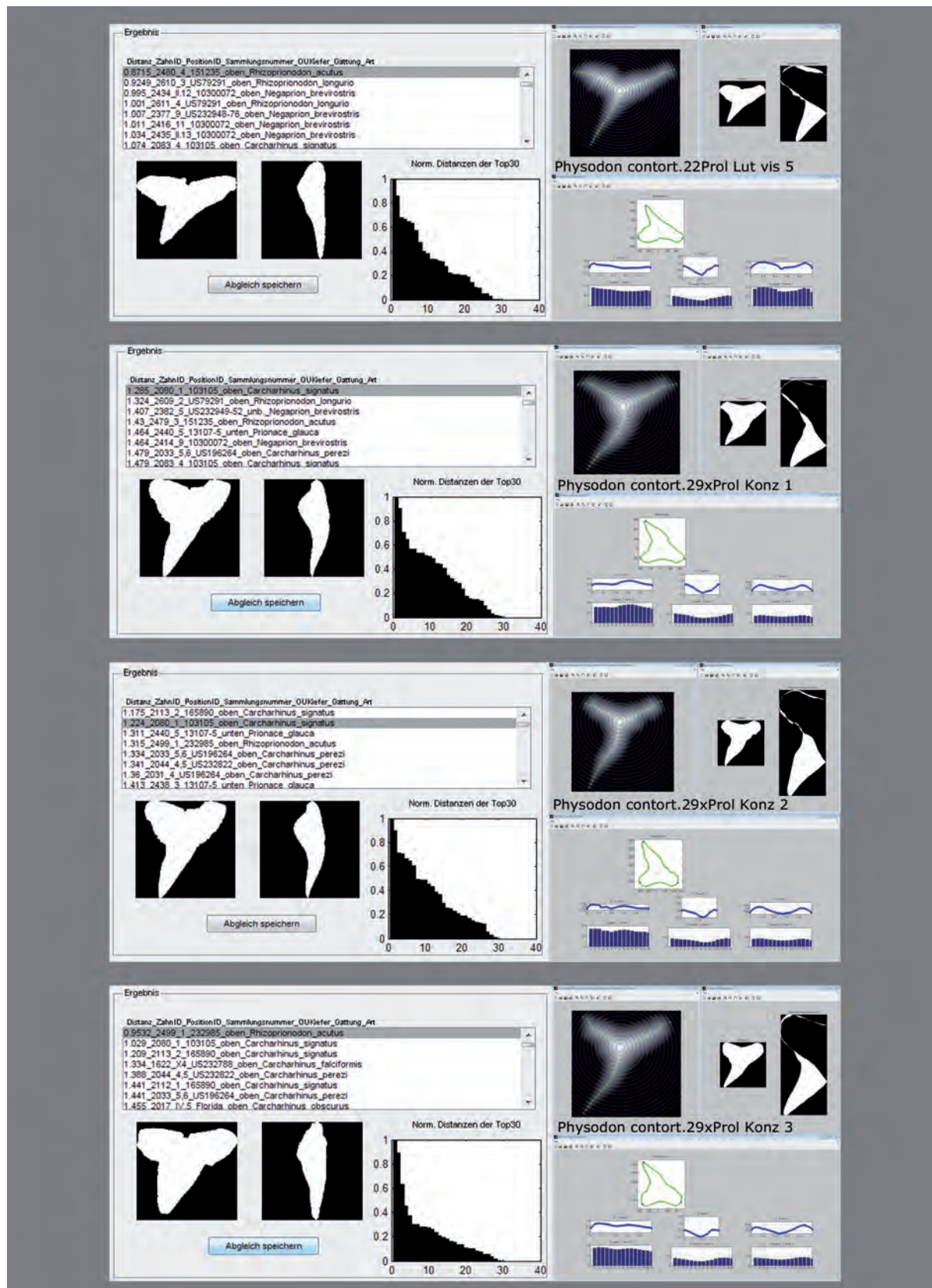
Oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 2.2 Prol Lut vis 1 GPS Uni Leipzig

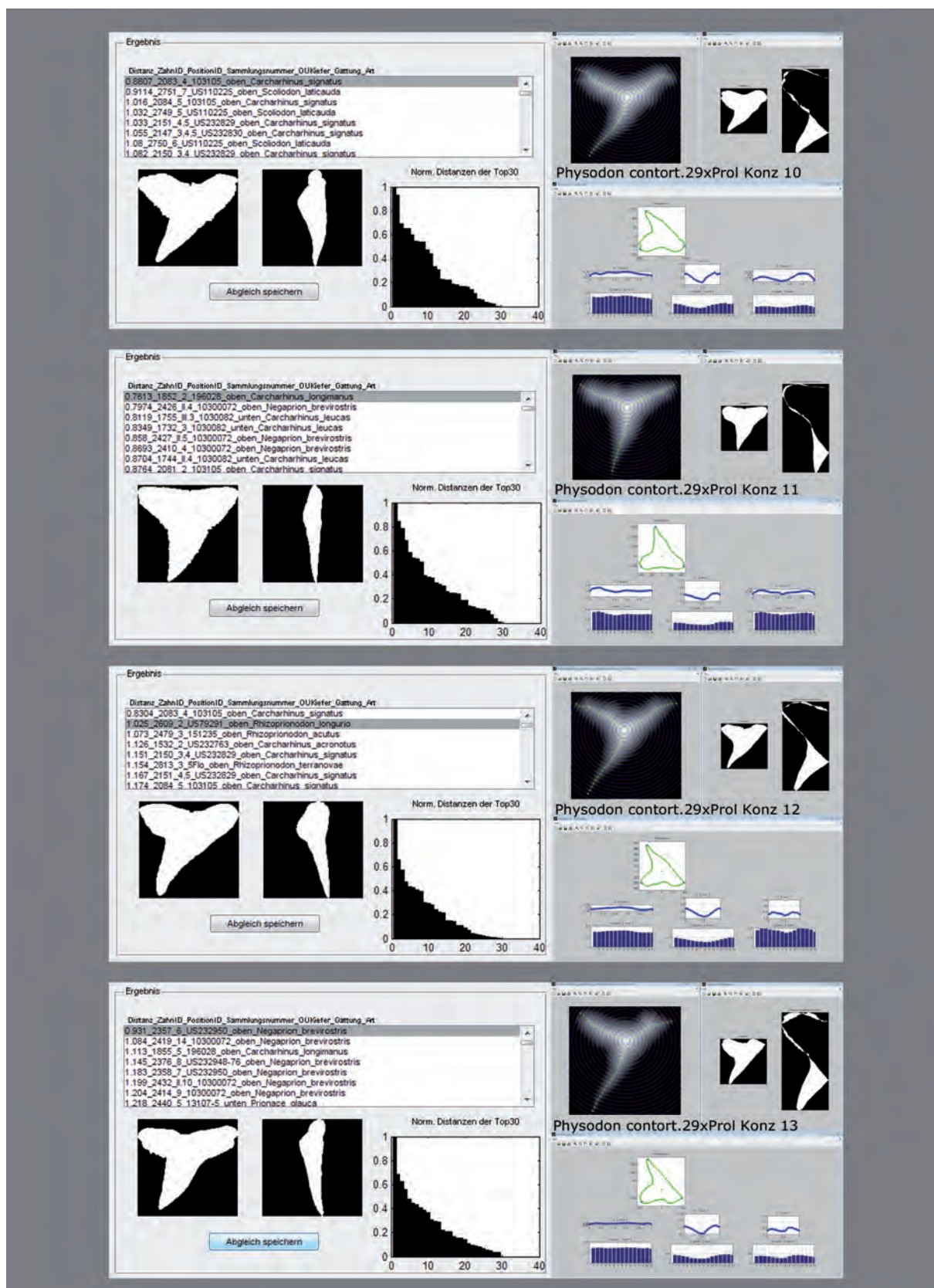
Mitte oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 2.2 Prol Lut vis 2 GPS Uni Leipzig

Mitte unten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 2.2 Prol Lut vis 3 GPS Uni Leipzig

Unten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 2.2 Prol Lut vis 4 GPS Uni Leipzig



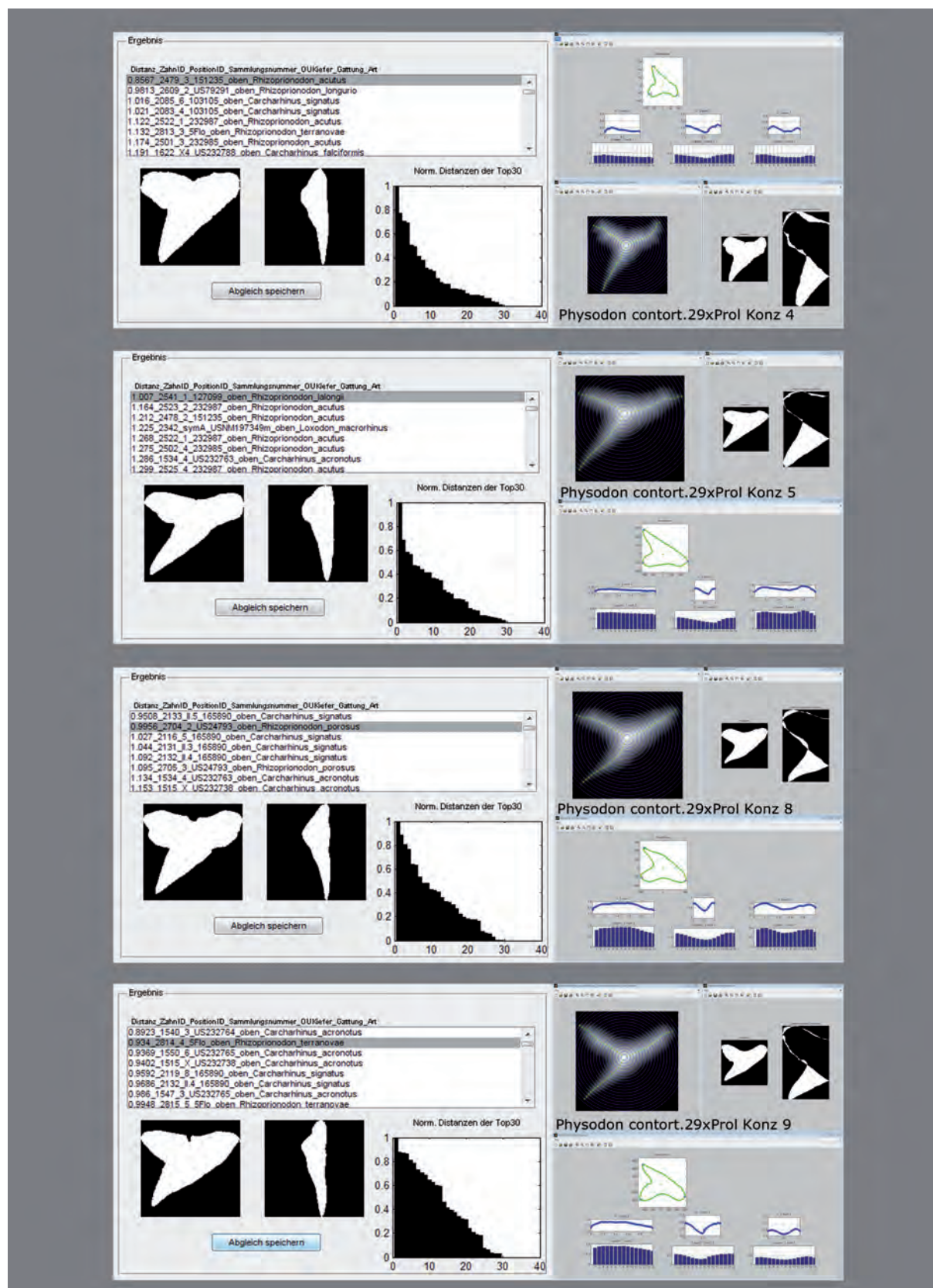
Tafel 25: AAM-Klassifikation der Gattung *Physodon* 5.Oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 2.2 Prol Lut vis 5 GPS Uni LeipzigMitte oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz 1 GPS Uni LeipzigMitte unten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz 2 GPS Uni LeipzigUnten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz 3 GPS Uni Leipzig



Tafel 26: AAM-Klassifikation der Gattung *Physodon* 6.
 Oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz 10 GPS Uni Leipzig
 Mitte oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz 11 GPS Uni Leipzig
 Mitte unten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz 12 GPS Uni Leipzig
 Unten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz 13 GPS Uni Leipzig



Tafel 27: AAM-Klassifikation der Gattung *Physodon* 7.Oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz DL111 GPS Uni LeipzigMitte oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz DL113 GPS Uni LeipzigMitte unten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz DL115 GPS Uni LeipzigUnten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz DL118 GPS Uni Leipzig



Tafel 28: AAM-Klassifikation der Gattung *Physodon* 8.

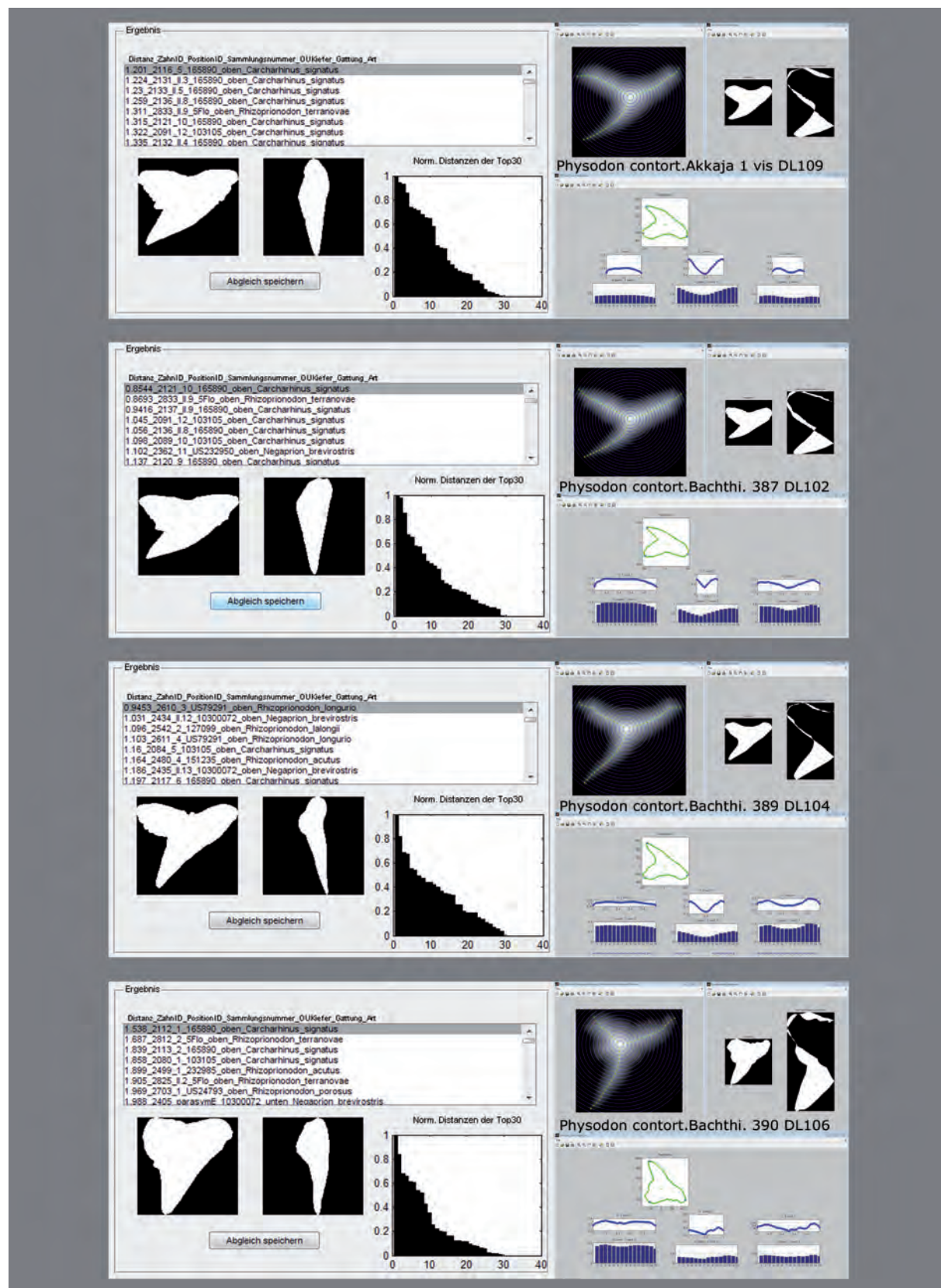
Oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz 4 GPS Uni Leipzig

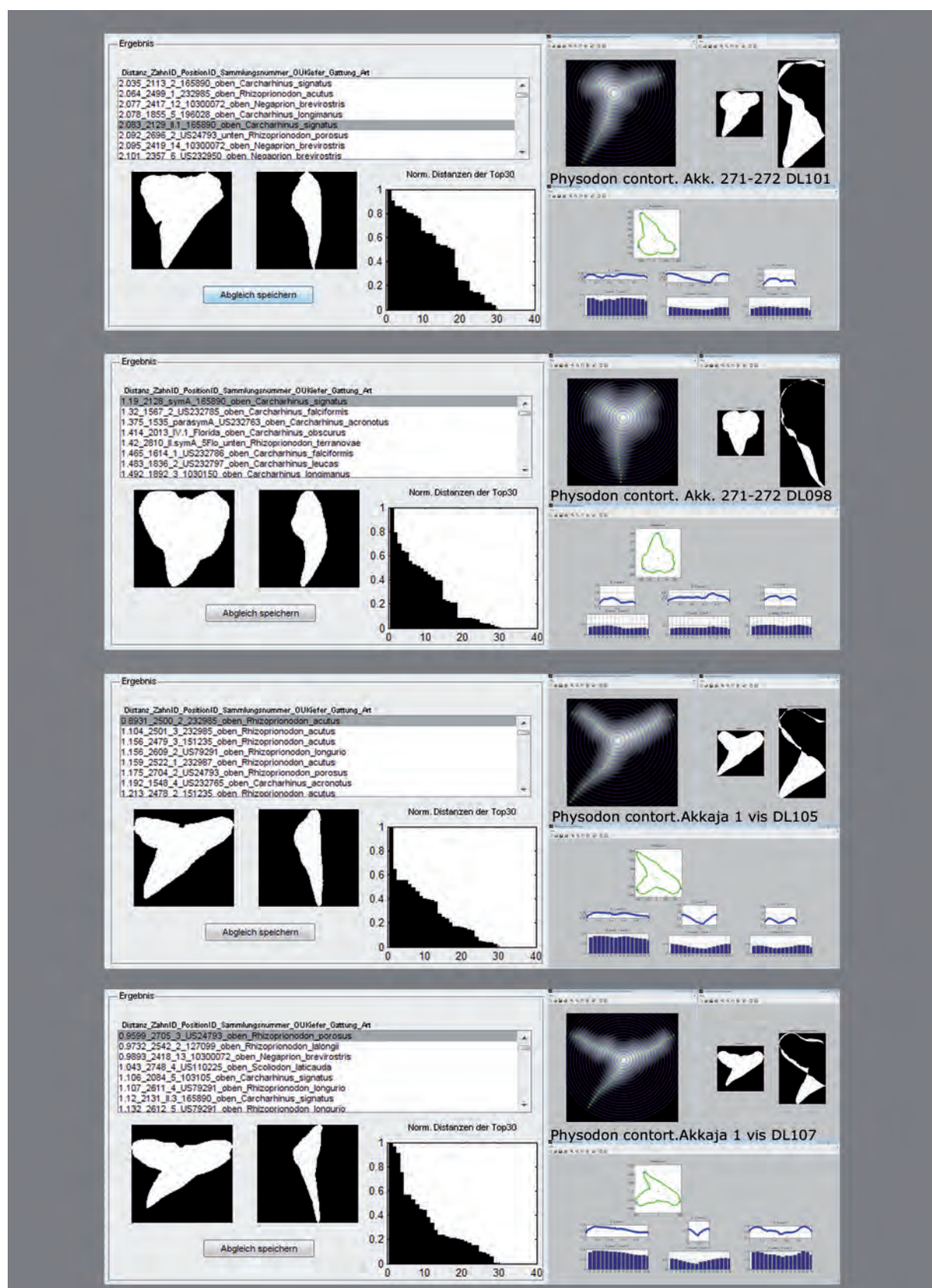
Mitte oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz 5 GPS Uni Leipzig

Mitte unten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz 8 GPS Uni Leipzig

Unten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 29xPro Konz 9 GPS Uni Leipzig



Tafel 29: AAM-Klassifikation der Gattung *Physodon* 9.Oben: *Physodon contortus*, Lokalität Akkaja, Slg.Nr. 1 vis DL109 GPS Uni LeipzigMitte oben: *Physodon contortus*, Lokalität Bachthisarai, Slg.Nr. 387 DL102 GPS Uni LeipzigMitte unten: *Physodon contortus*, Lokalität Bachthisarai, Slg.Nr. 389 DL104 GPS Uni LeipzigUnten: *Physodon contortus*, Lokalität Bachthisarai, Slg.Nr. Slg.Nr. 390 DL106 GPS Uni Leipzig


Tafel 30: AAM-Klassifikation der Gattung *Physodon* 10.

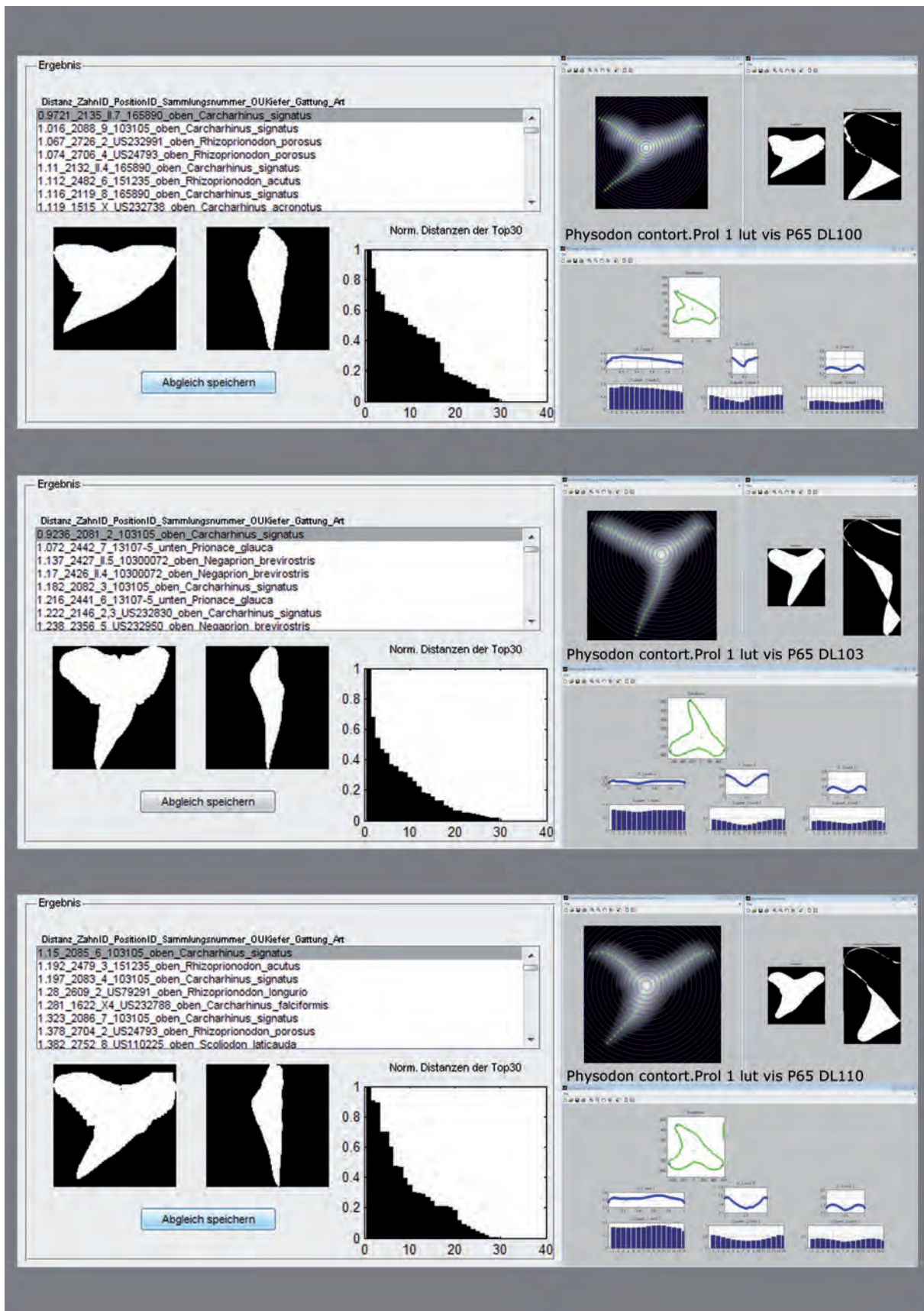
Oben: *Physodon contortus*, Lokalität Akkaja, Slg.Nr. 271-272 DL101 GPS Uni Leipzig

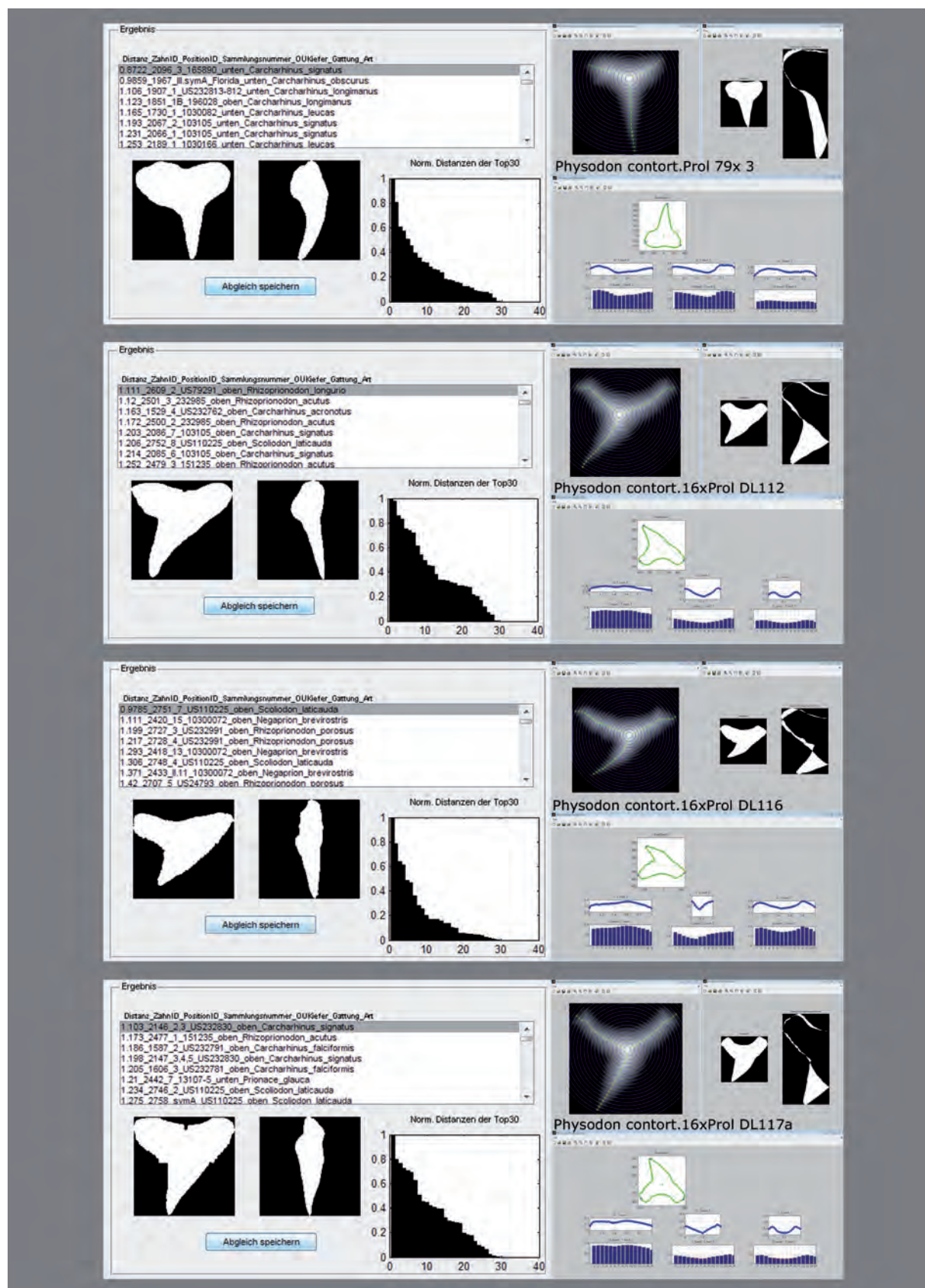
Mitte oben: *Physodon contortus*, Lokalität Akkaja, Slg.Nr. 271-272 DL098 GPS Uni Leipzig

Mitte unten: *Physodon contortus*, Lokalität Akkaja, Slg.Nr. 1 vis DL105 GPS Uni Leipzig

Unten: *Physodon contortus*, Lokalität Akkaja, Slg.Nr. 1 vis DL107 GPS Uni Leipzig



Tafel 31: AAM-Klassifikation der Gattung *Physodon* 12.Oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 1 Lut visP65 DL100 GPS Uni LeipzigMitte: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 1 Lut visP65 DL103 GPS Uni LeipzigUnten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 1 Lut visP65 DL110 GPS Uni Leipzig



Tafel 32: AAM-Klassifikation der Gattung *Physodon* 12.

Oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Prol79x3 GPS Uni Leipzig

Mitte oben: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 16xProl DL112 GPS Uni Leipzig

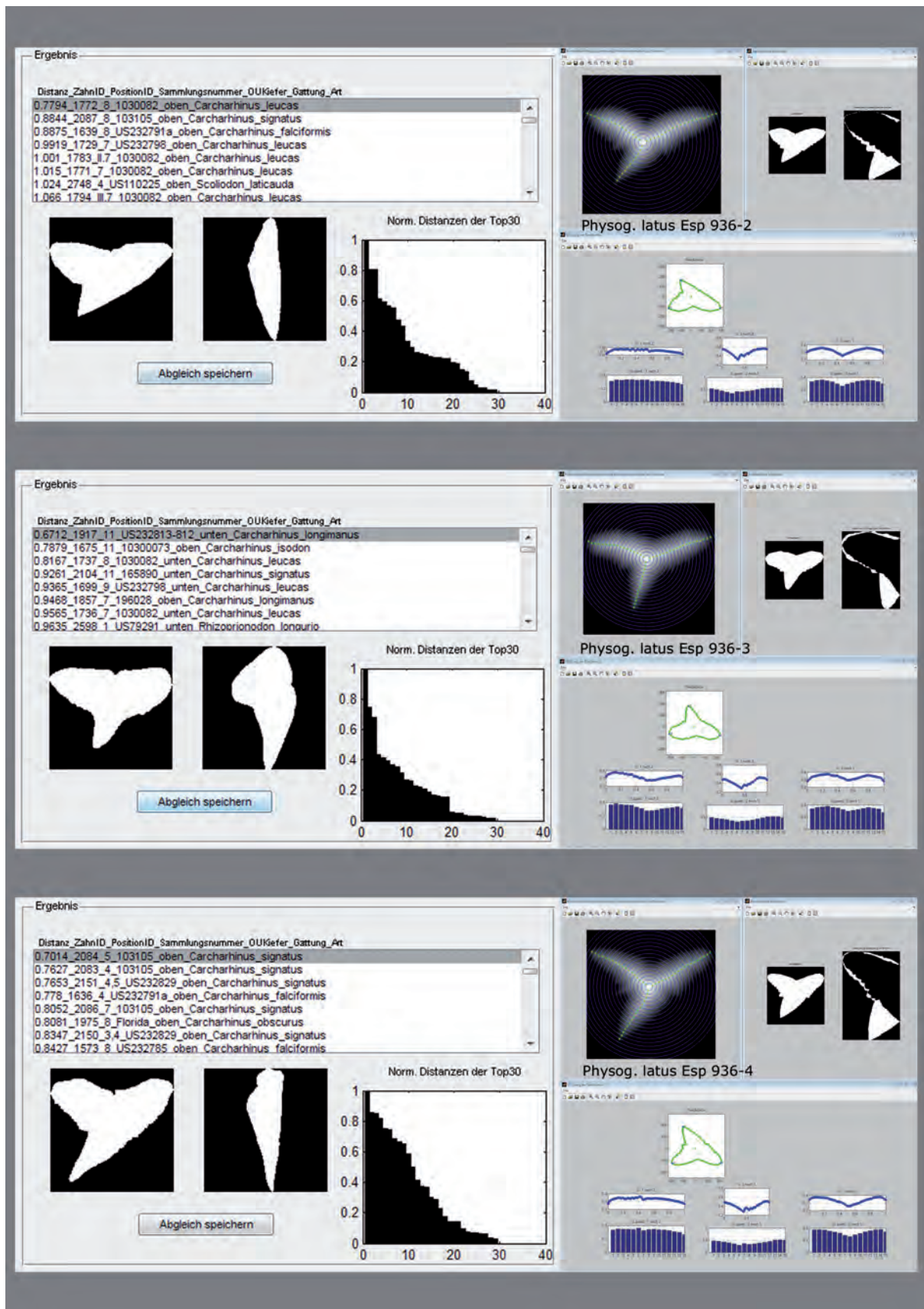
Mitte unten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 16xProl DL116 GPS Uni Leipzig

Unten: *Physodon contortus*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Slg.Nr. 16xProl DL117a GPS Uni Leipzig



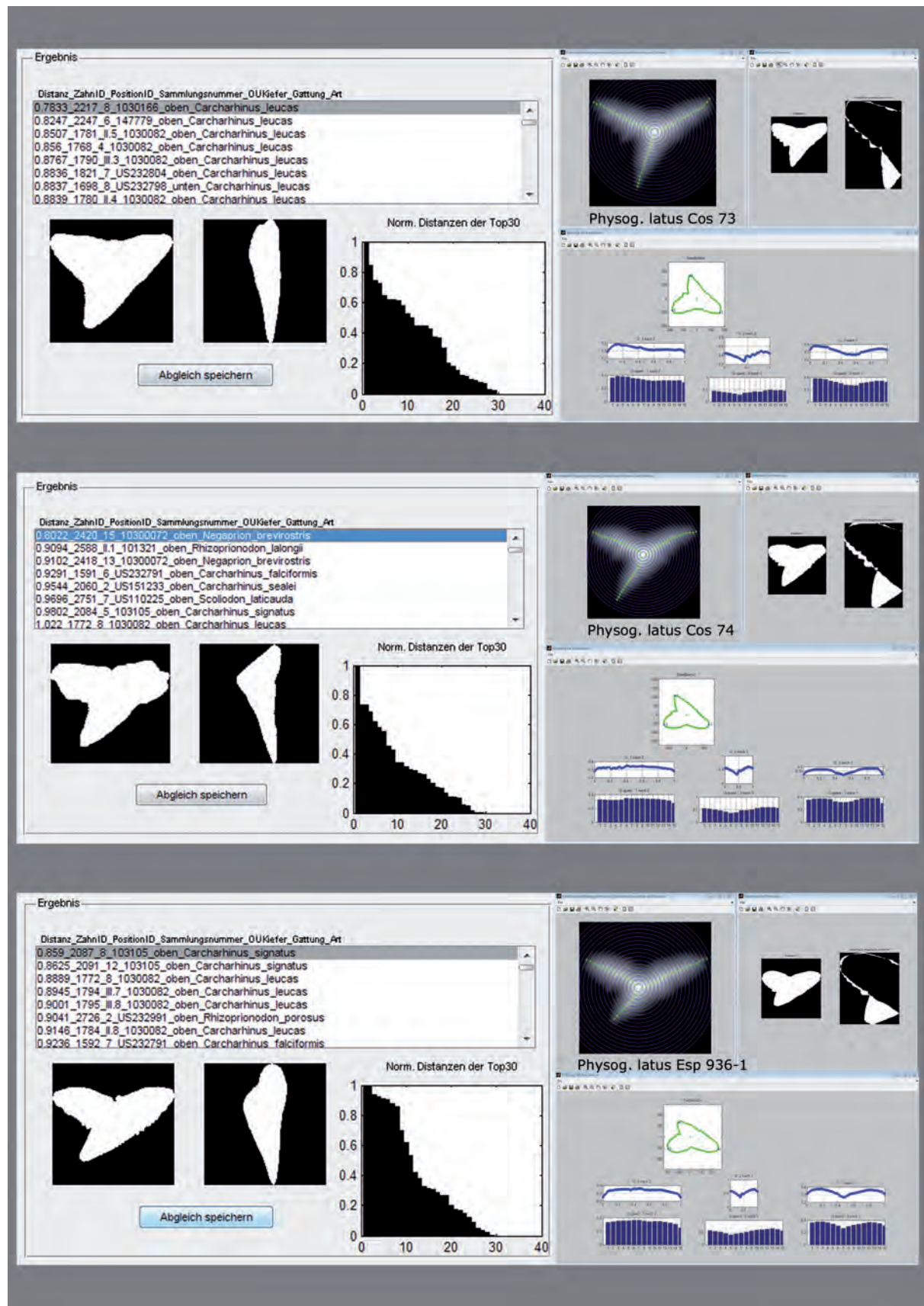


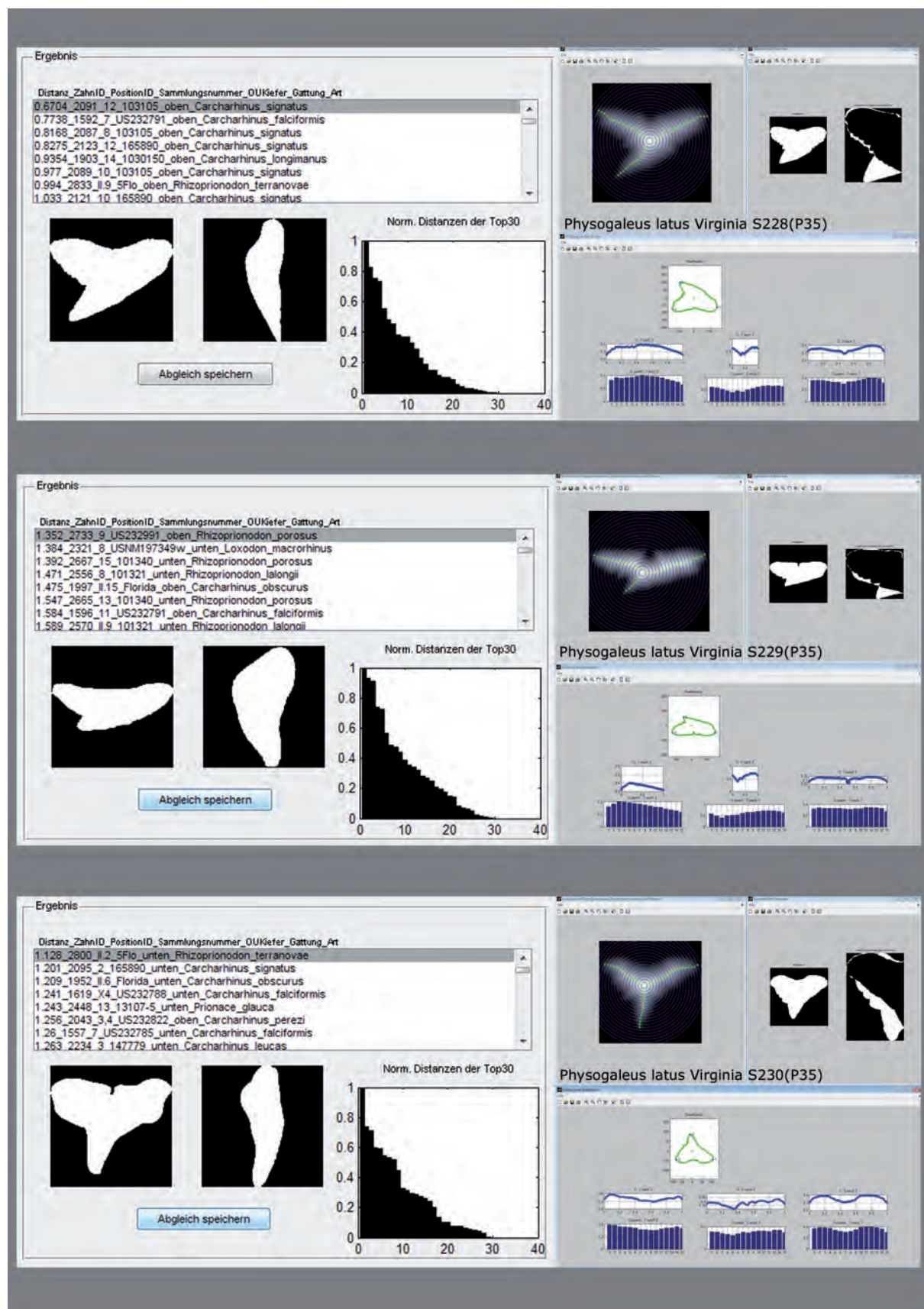
378

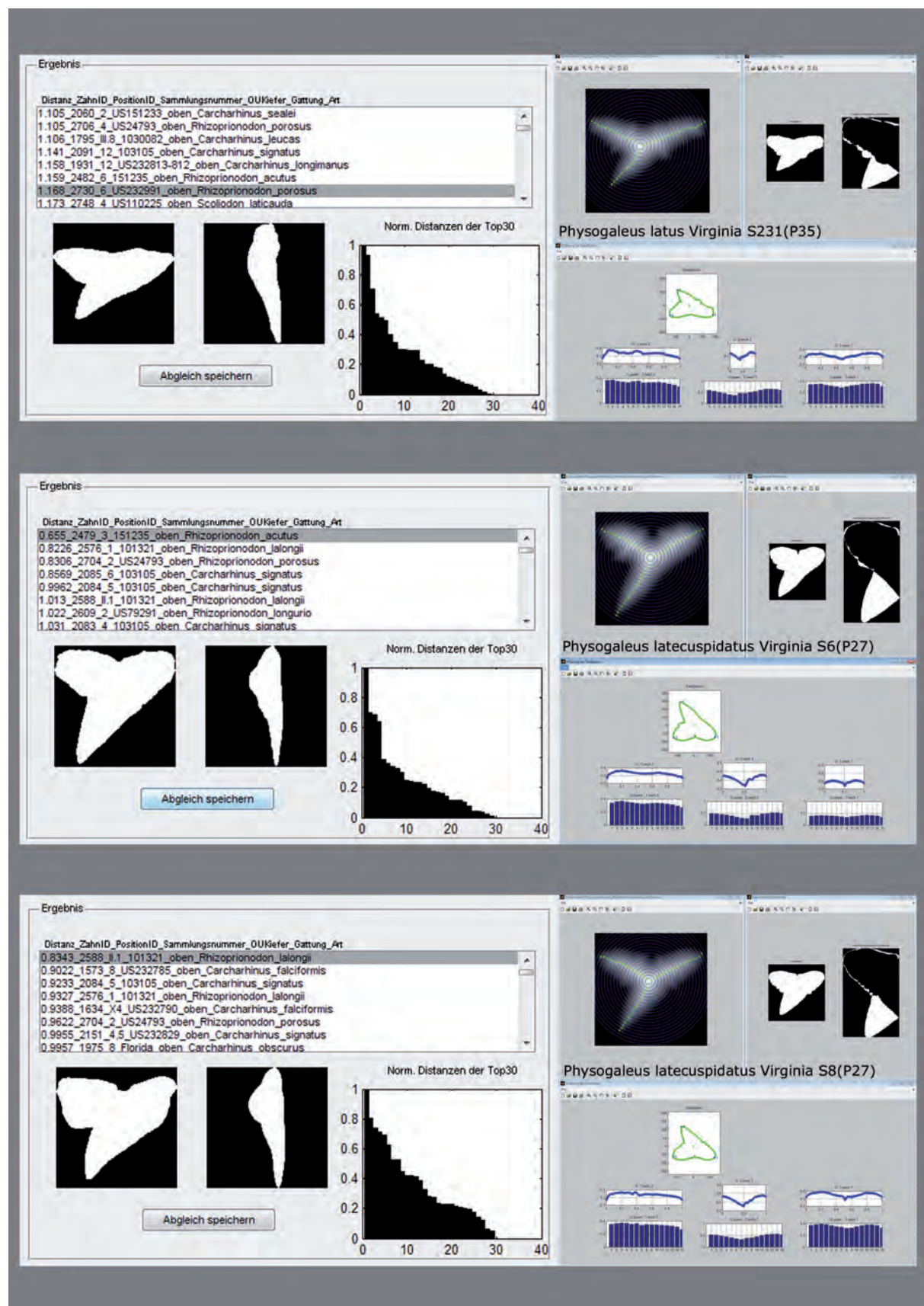


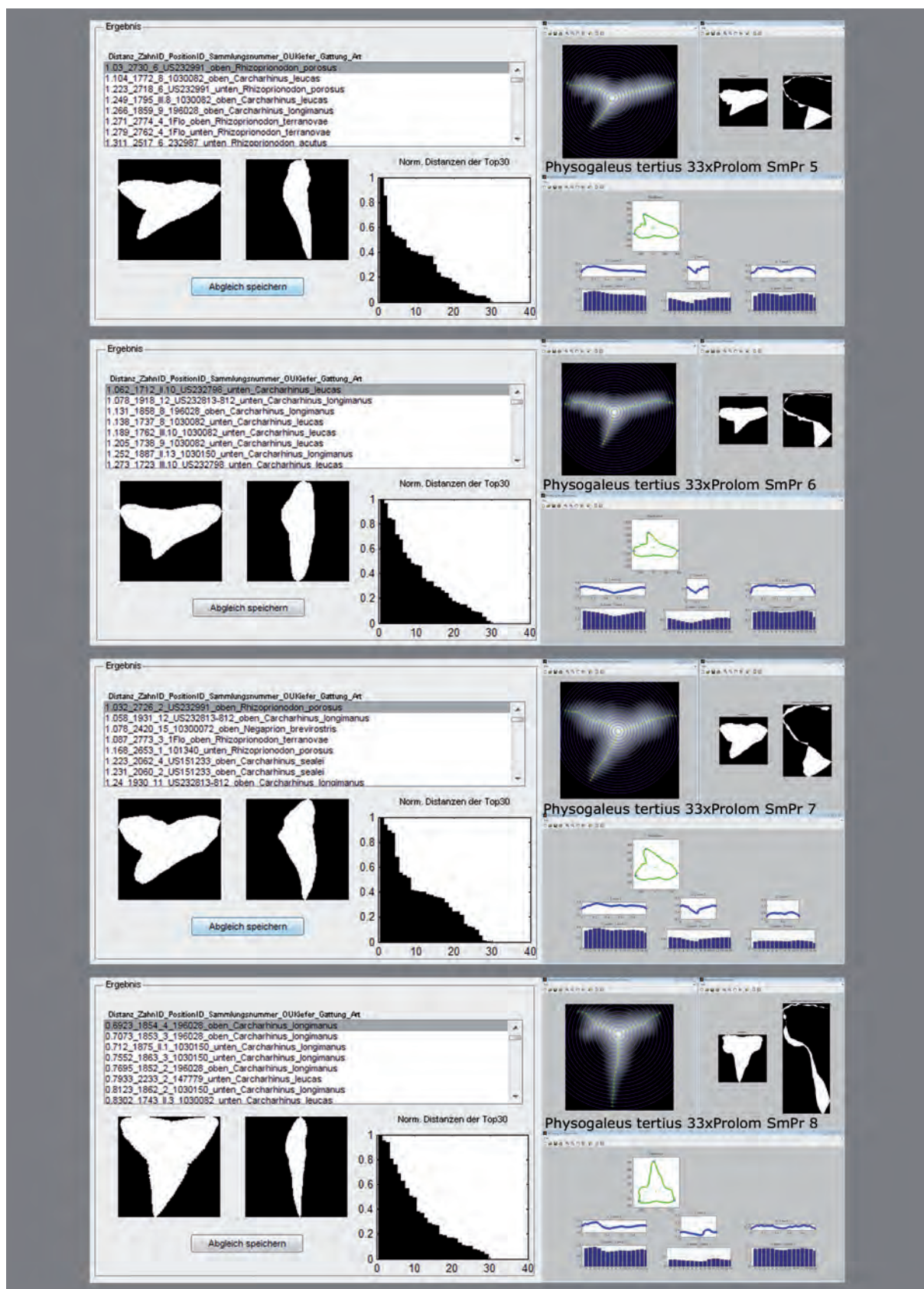
Tafel 34: AAM-Klassifikation der Gattung *Physogaleus* 1.
 Oben: *Physogaleus latus*, Lokalität Espenhain, Slg.Nr. Esp 936 2 GPS Uni Leipzig
 Mitte: *Physogaleus latus*, Lokalität Espenhain, Slg.Nr. Esp 936 3 GPS Uni Leipzig
 Unten: *Physogaleus latus*, Lokalität Espenhain, Esp 936 4 GPS Uni Leipzig

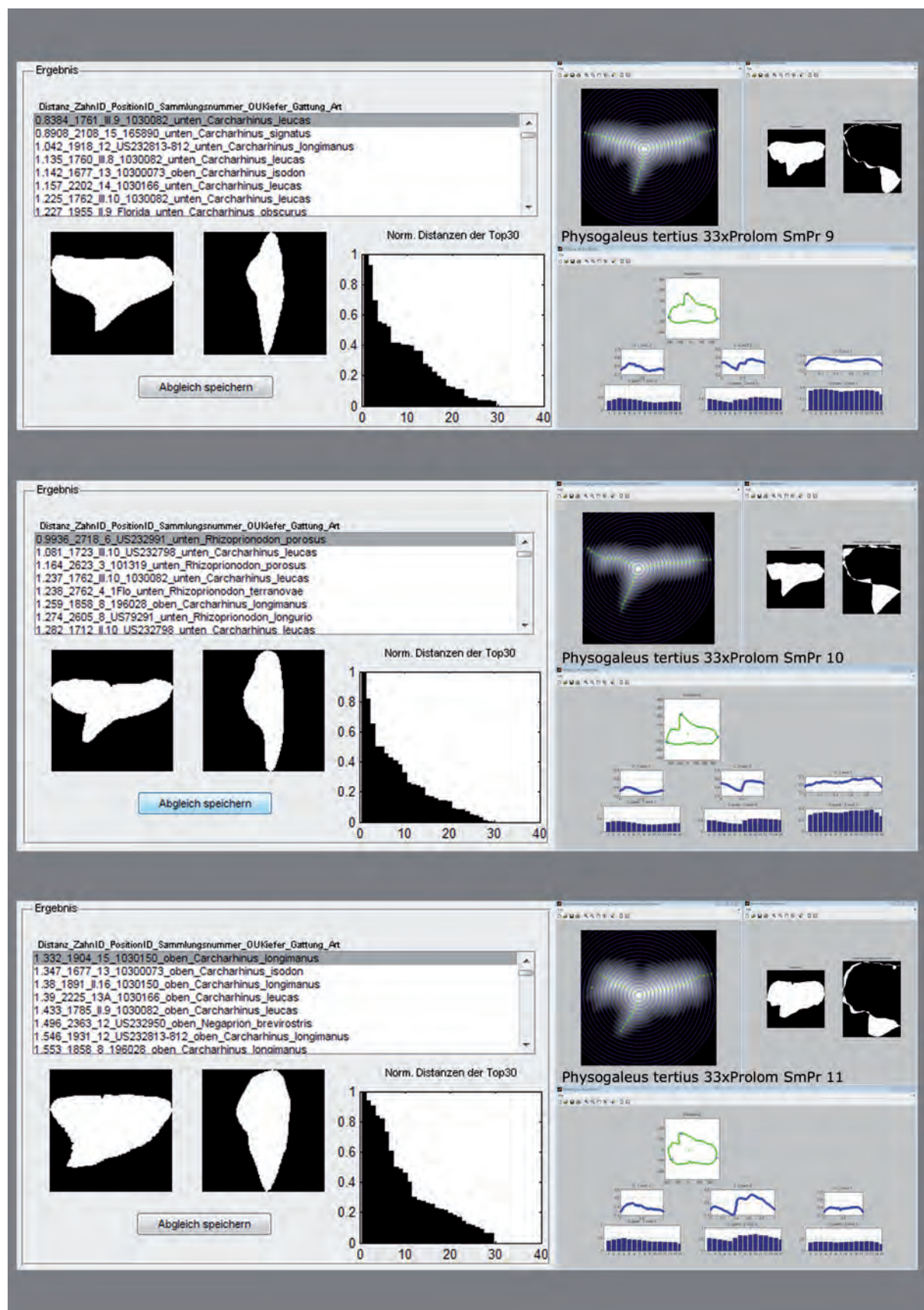


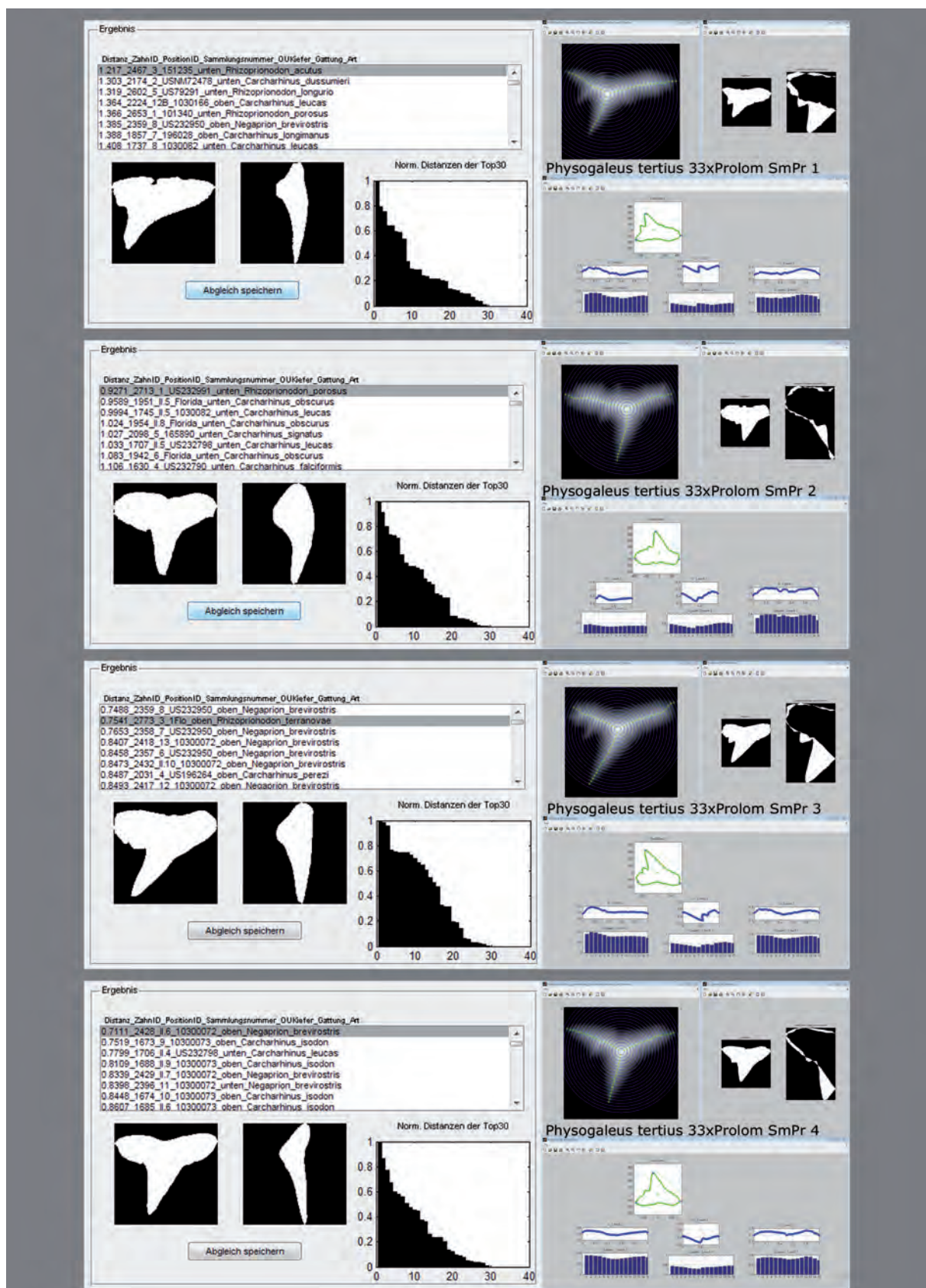
Tafel 35: AAM-Klassifikation der Gattung *Physogaleus* 2.Oben: *Physogaleus latus*, Lokalität Cospuden, Slg.Nr. Cos 73 GPS Uni LeipzigMitte: *Physogaleus latus*, Lokalität Cospuden, Slg.Nr. Cos 74 GPS Uni LeipzigUnten: *Physogaleus latus*, Lokalität Espenhain, Slg.Nr. Esp 936 1 GPS Uni Leipzig

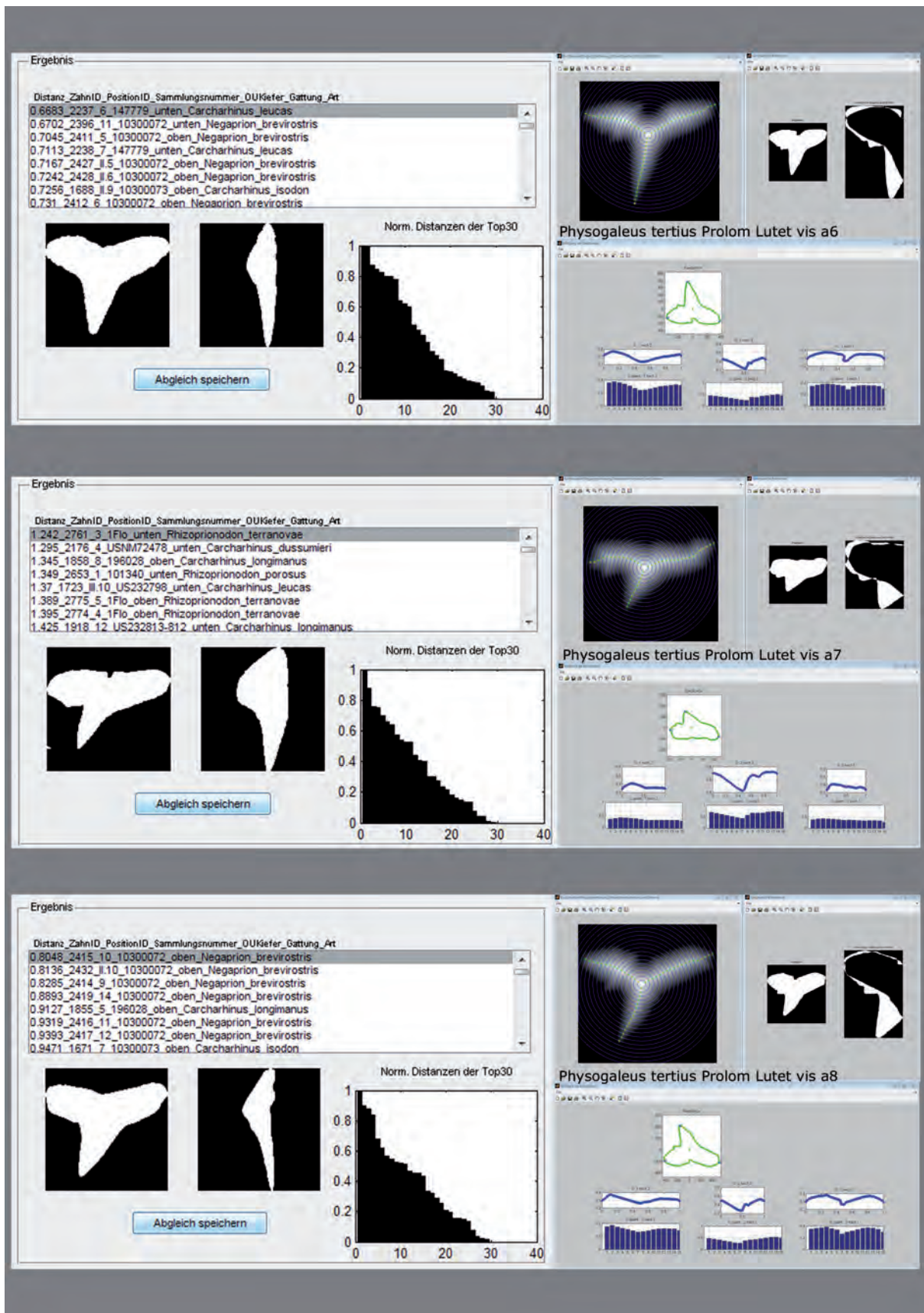
Tafel 36: AAM-Klassifikation der Gattung *Physogaleus* 3.Oben: *Physogaleus latus*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S228(P35) GPS Uni LeipzigMitte: *Physogaleus latus*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S229(P35) GPS Uni LeipzigUnten: *Physogaleus latus*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S230(P35) GPS Uni Leipzig

Tafel 37: AAM-Klassifikation der Gattung *Physogaleus* 4.Oben: *Physogaleus latus*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S231(P35) GPS Uni LeipzigMitte: *Physogaleus latecuspidatus*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S6(P27) GPS Uni LeipzigUnten: *Physogaleus latecuspidatus*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S8(P27) GPS Uni Leipzig

Tafel 38: AAM-Klassifikation der Gattung *Physogaleus* 5.Oben: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 33xProl SmPr5 GPS Uni LeipzigMitte oben: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 33xProl SmPr6 GPS Uni LeipzigMitte unten: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 33xProl SmPr7 GPS Uni LeipzigUnten: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 33xProl SmPr8 GPS Uni Leipzig

Tafel 39: AAM-Klassifikation der Gattung *Physogaleus* 6.Oben: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 33xProl SmPr9 GPS Uni LeipzigMitte: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 33xProl SmPr10 GPS Uni LeipzigUnten: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 33xProl SmPr11 GPS Uni Leipzig

Tafel 40: AAM-Klassifikation der Gattung *Physogaleus* 7.Oben: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 33xProl SmPr1 GPS Uni LeipzigMitte oben: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 33xProl SmPr2 GPS Uni LeipzigMitte unten: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 33xProl SmPr3 GPS Uni LeipzigUnten: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. 33xProl SmPr4 GPS Uni Leipzig

Tafel 41: AAM-Klassifikation der Gattung *Physogaleus* 8.Oben: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Lutet vis a6 GPS Uni LeipzigMitte: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Lutet vis a7 GPS Uni LeipzigUnten: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Lutet vis a8 GPS Uni Leipzig



Tafel 42: AAM-Klassifikation der Gattung *Physogaleus* 9.

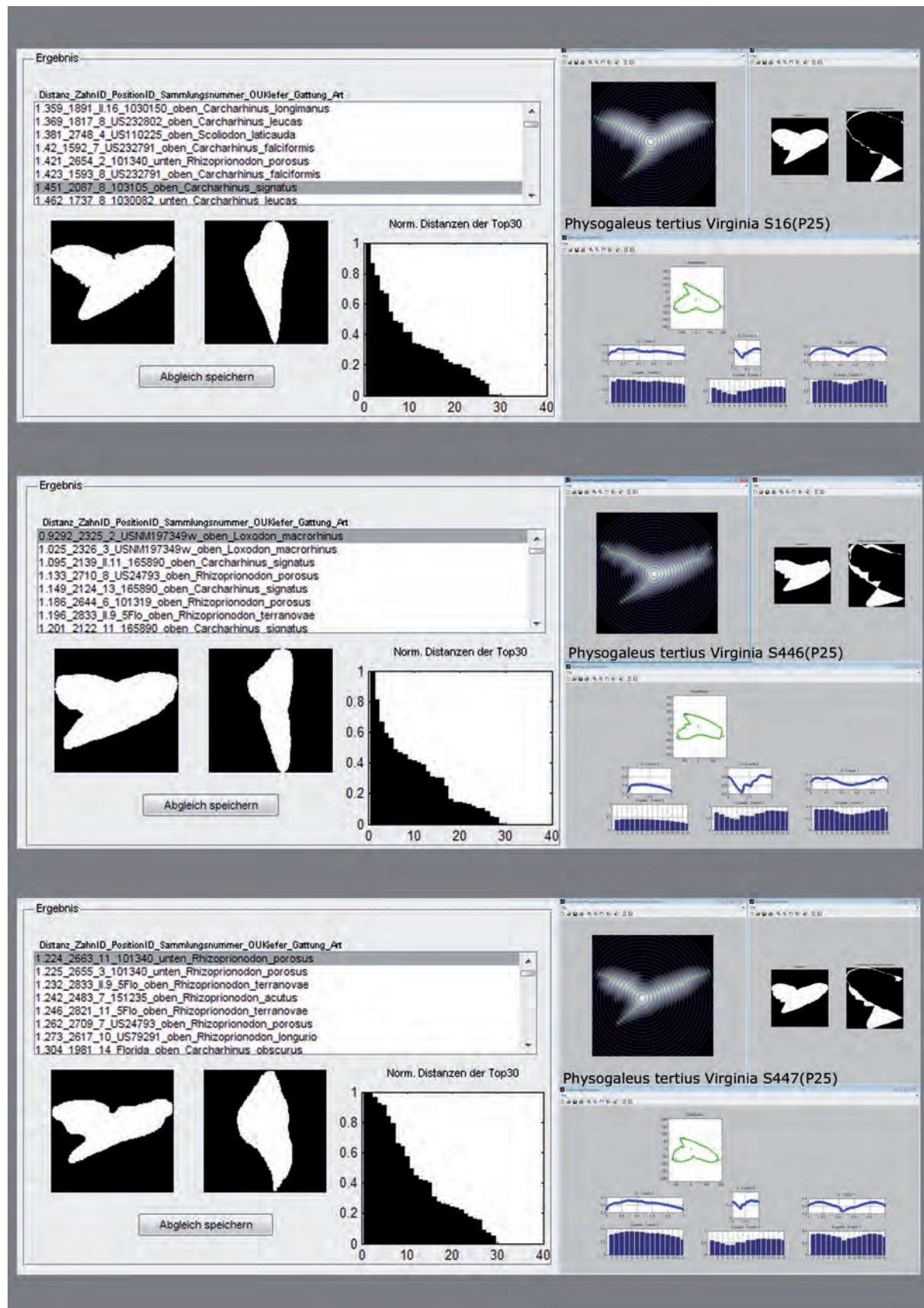
Oben: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Lutet vis a2 GPS Uni Leipzig

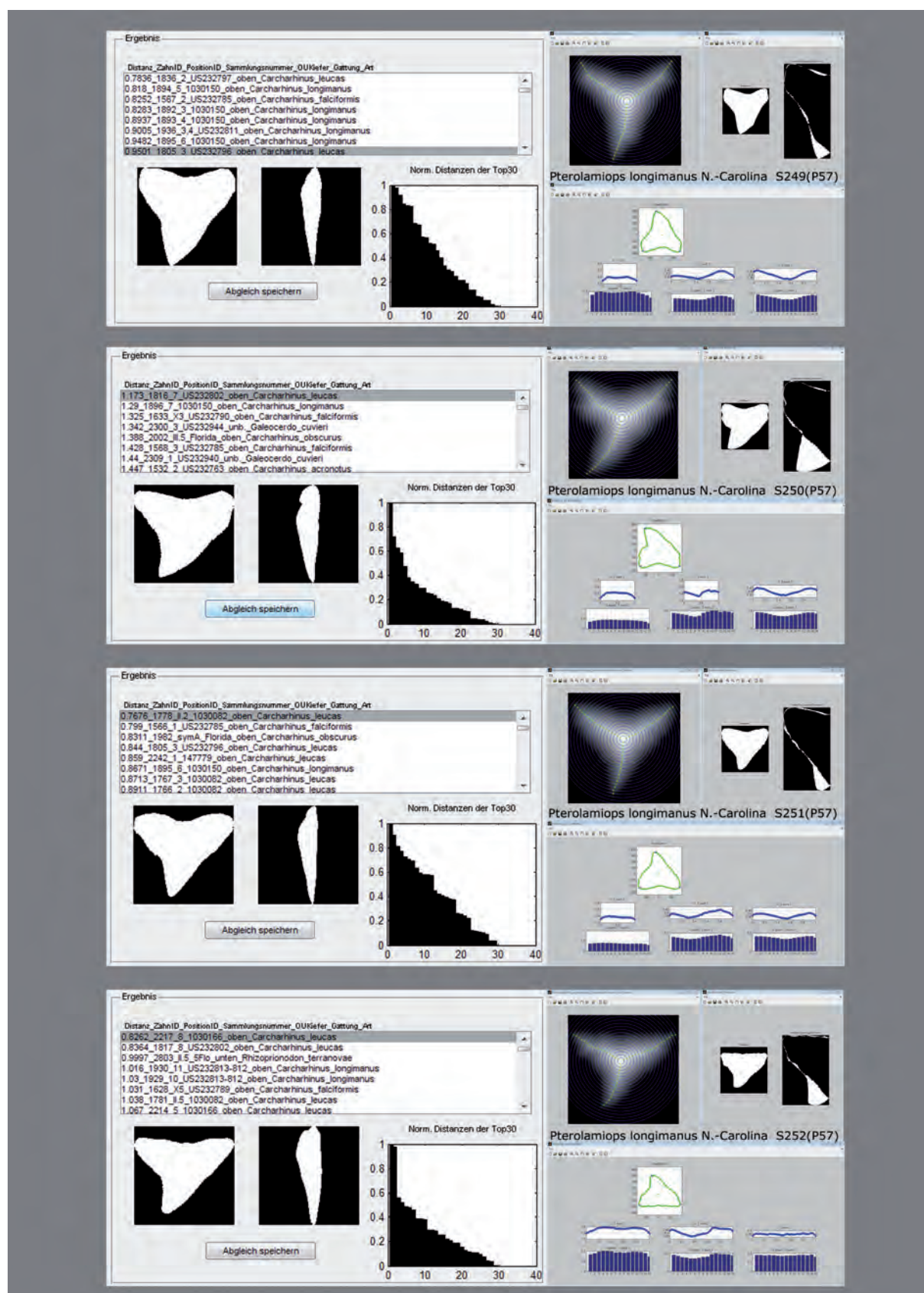
Mitte oben: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Lutet vis a3 GPS Uni Leipzig

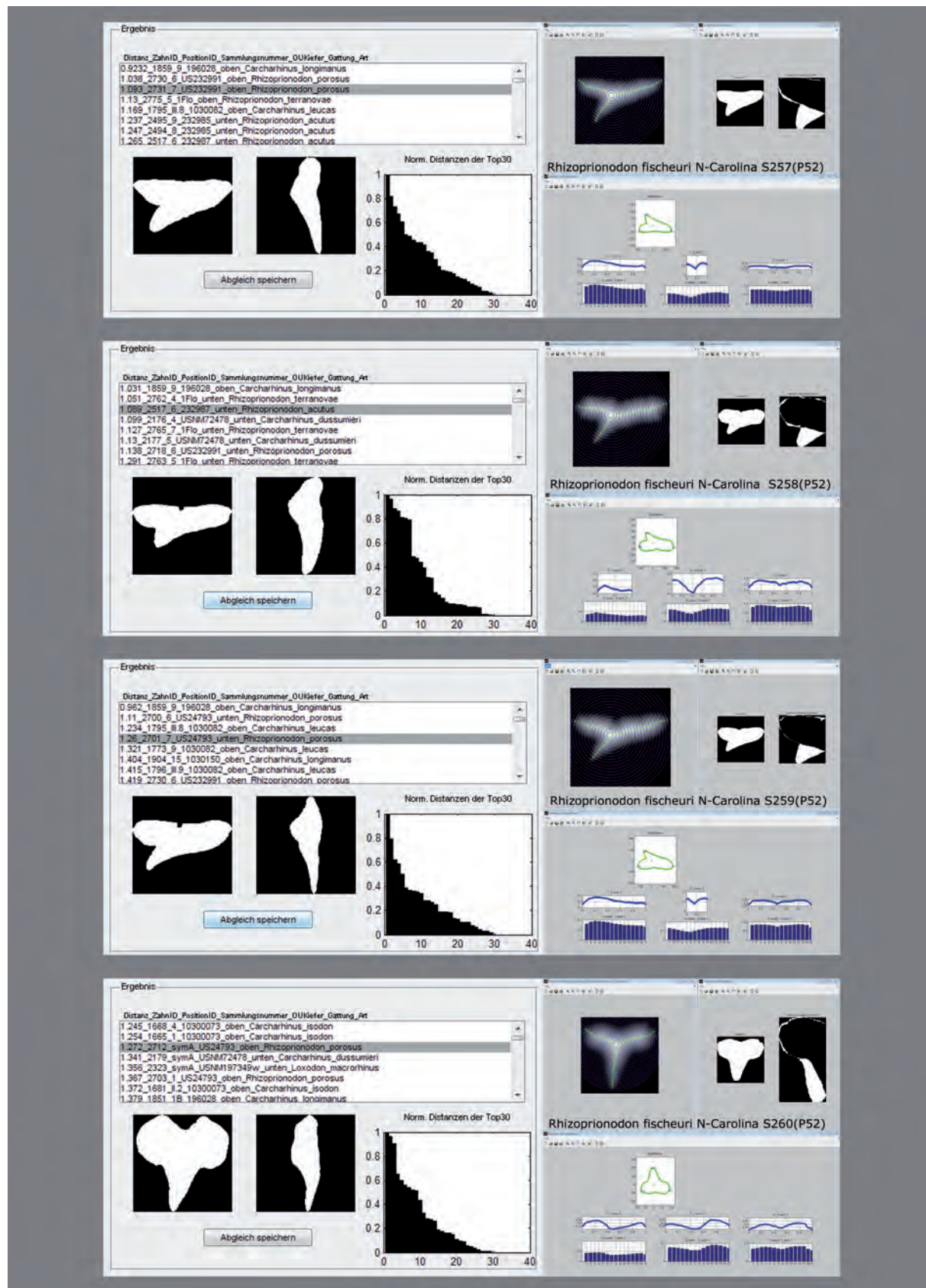
Mitte unten: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Lutet vis a4 GPS Uni Leipzig

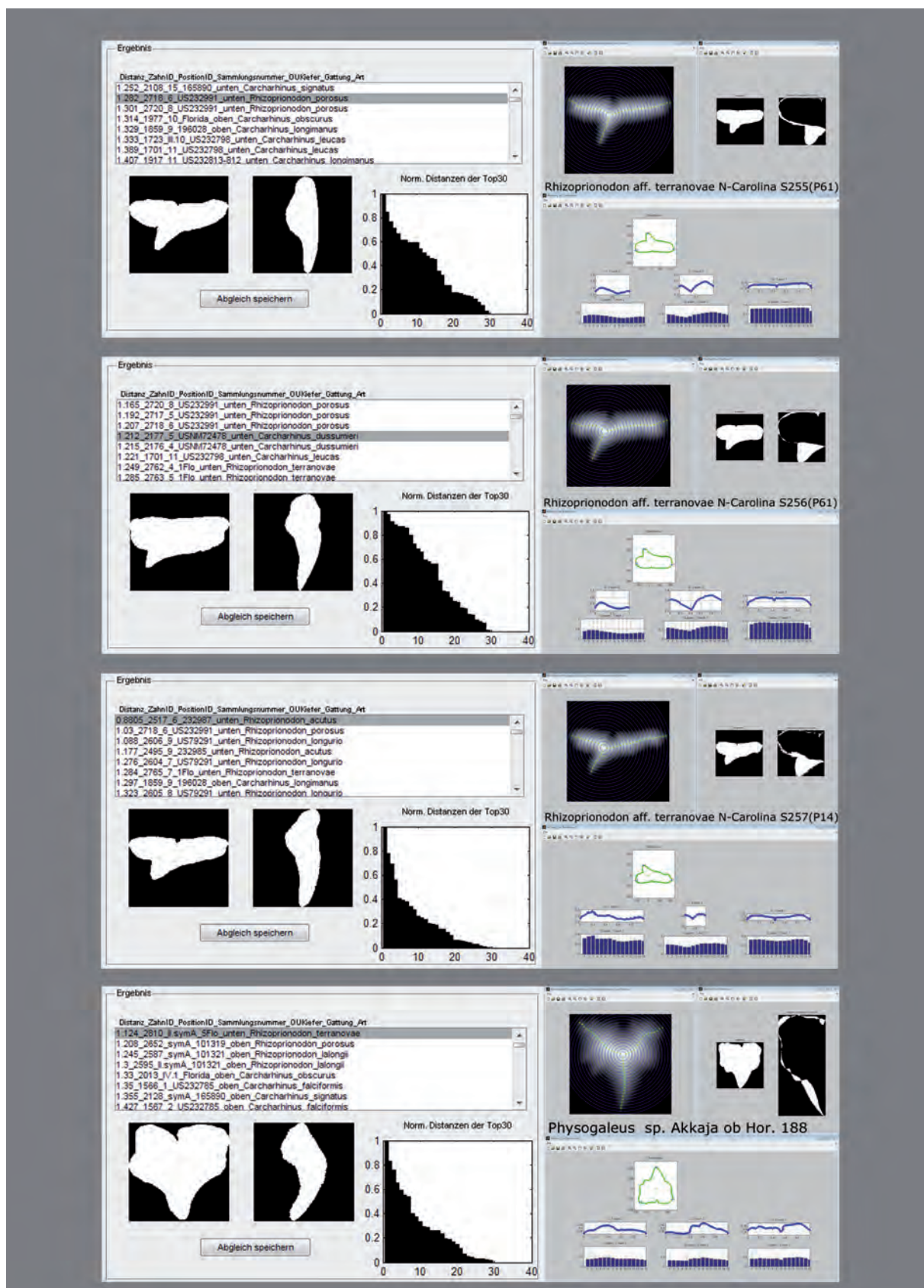
Unten: *Physogaleus tertius*, Lokalität Prolom, Slg.Nr. Lutet vis a5 GPS Uni Leipzig



Tafel 43: AAM-Klassifikation der Gattung *Physogaleus* 8.Oben: *Physogaleus tertius*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S16(P25) GPS Uni LeipzigMitte: *Physogaleus tertius*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S446(P25) GPS Uni LeipzigUnten: *Physogaleus tertius*, Lokalität Virginia, Slg.Nr. S447(P25) GPS Uni Leipzig

Tafel 44: AAM-Klassifikation der Gattung *Pterolamiops*.Oben: *Pterolamiops longimanus*, Lokalität N.-Carolina, Slg.Nr. S249(P57) GPS Uni LeipzigMitte oben: *Pterolamiops longimanus*, Lokalität N.-Carolina, Slg.Nr. S250(P57) GPS Uni LeipzigMitte unten: *Pterolamiops longimanus*, Lokalität N.-Carolina, Slg.Nr. S251(P57) GPS Uni LeipzigUnten: *Pterolamiops longimanus*, Lokalität N.-Carolina, Slg.Nr. S252(P57) GPS Uni Leipzig

Tafel 45: AAM-Klassifikation der Gattung *Rhizoprionodon*.Oben: *Rhizoprionodon fischeuri*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S257(P52) GPS Uni LeipzigMitte oben: *Rhizoprionodon fischeuri*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S258(P52) GPS Uni LeipzigMitte unten: *Rhizoprionodon fischeuri*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S259(P52) GPS Uni LeipzigUnten: *Rhizoprionodon fischeuri*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S260(P52) GPS Uni Leipzig

Tafel 46: AAM-Klassifikation der Gattung *Rhizoprionodon/Physogaleus*.Oben: *Rhizoprionodon terranova*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S255(P61) GPS Uni LeipzigMitte oben: *Rhizoprionodon terranova*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S256(P61) GPS Uni LeipzigMitte unten: *Rhizoprionodon terranova*, Lokalität N-Carolina, Slg.Nr. S257(P61) GPS Uni LeipzigUnten: *Physogaleus* sp., Lokalität Akkaja, Slg.Nr. ob. Hor. 188 GPS Uni Leipzig

Liste fossiler carcharhinider Selachier in alphabetischer Ordnung. Daten nach J. KRIWET (unpubl.) und R. M. LEDER (2013). Heute noch existierende Taxa sind durch ein Sternchen gekennzeichnet. Abkürzungen: AL, Alabama; CA, California; CO, Colorado; DL, Dallas; FL, Florida; GA, Georgia; MD, Maryland; NC, North Carolina; NY, New York; SC, South Carolina; VA, Virginia.

Class: Chondrichthyes HUXLEY, 1880

Subclass: Elasmobranchii BONAPARTE 1838

Neoselachii COMPAGNO, 1977

Galeomorphii COMPAGNO 1973

Carcharhiniformes COMPAGNO 1973

Carcharhinidae JORDAN & EVERMAN, 1896A

Abdounia

- *africana* (ARAMBOURG, 1952): Danian and Thanetian of Khouribga, Morocco
- *beaugei* (ARAMBOURG, 1935): Thanetian of Virginia, Maryland, Chesapeake Bay; Thanet. and Ypres.: Meridian, Mississippi; Stafford Co., VA; MD; Egem, Belg.; Burnham/Sheppey, England; Paris Basin; Lower and Upper Ypres.: Morocco; Lut.: Paris Basin; Vald'Oise, France; Kizylkum Desert, Uzbekistan; VA; MD; BajaCalifornia, Mexico; Barton.: Baja California, Mexico; Priabonian: Jordan; Eoc.: Andalusia Co., AL; Harleyville, SC; Chesapeake Bay; France; Tunisia; Zaire
- *biauriculata* (CASIER, 1946): Low. Eocene: Egem, Belg.; Ypresian: Paris Basin; England; Lutet.: England; Barton.: England; Priabon.: England;
- *cappetti* 'KOZLOV': Eocene: Mangyshlak, Kazakhstan
- *claibornensis* WHITE, 1956: Ypres.: Stafford Co., VA; Lutet.: Pamunkey River, VA; AL
- (= *Scyliorhinus*) *enniskilleni* (WHITE, 1956) - Eoc.: Dorchester Co., SC, Wilkinson Co., GA; Monroe/Clarke Co., AL, Brazos Co., X; Lutet.: Pamunkey River, VA; Priabonian: Wilkinson Co., GA;
- *finalis* (ARAMBOURG, 1952): Lutetian: Morocco
- (= *Negaprion*) *furimskyi* (CASE, 1980): Priabonian: Jordan; Olig.: Craven Co., NC
- *lapierei* CAPPETTA & NOLF, 1981: Lut.: Paris Basin; Vald'Oise, France; Kizylkum Desert, Uzbekistan; VA; MD; Bart.: Paris Basin; Ronquerollos, France; Priabonian: Jordan; Eocene: Duplin Co., NC; Chesapeake Bay; Lee-on-the-Solent, England
- *minutissima* (= *subulidens*) (WINKLER, 1873): Late Danian: NW Greenland; Late Thanetian: Paris Basin; Belgium; Thanet. and Ypres.: Meridian, Mississippi; Ypres.: Stafford Co., VA; Egem, Belg.; Ouled Abdoun, Morocco; Paris Basin; England; Lut: Bracklesham, England; Paris Basin; Vald'Oise, France
- (= *Galeorhinus*) *recticonus* (WINKLER, 1874): Ypres.: Stafford Co., VA; MD; Sheppey, England; Paris Basin; Lut.: Paris Basin; Guitry, France; Kizylkum Desert, Uzbekistan; VA; MD; Bracklesham, England;



North Carolina, USA; Eocene: Harleyville, SC; AL; NJ; Vlaanderen, Belg.; Barton.: England;
– *aff. recticonus*: Mont - Ypres.: East USA;
– *ssp.*: Dan.: VA; MD; Thanet.: VA; MD; Ypresian: Stafford Co., VA; Lutetian: Jordan; Eocene: San Diego Co., CA; Harleyville, SC; Middle – Upper Eoc.: Fayum, Egypt;

Carcharhinus

- (= *Aprionodon*, *Hypoprion*) *acanthodon* (LERICHE, 1871): Mio.: Herault, France; Ishikawa, Japan; Miste, Neth.; Belg.
- *ackermanni* SANTOS & TRAVASSOS: Low. Mio.: Parguana, Venezuela
- *acronichtus* (POEY, 1860)*: Pleistocene: Hillsborough Co., FL
- *albimarginatus* (RUPPEL, 1837)*: Plio.: Baja California, Mexico
- *altimus* SPRINGER, 1950*: Late Mio. and Plio.: Baja California, Mexico
- *antiquus*: Miocene: Kern Co., CA
- *brachyurus* (GUNTHER, 1870)*: Oligocene and Plio.: Baja California, Mexico; Low. Mio.: Kent Co., DL; Mio.: Beaufort Co., NC; Mio. and Plio.: Victoria, Australia; Plio.: Sacaco, Peru; Caldera, Chile; Pleist.: Oranga Co., CA
- *brevipinna* (MÜLLER & HENLE, 1839)*: Pliocene: FL
- *caunellensis* CAPPETTA, 1970: Miocene: Montpellier, France
- *edwardsii*: Miocene: Suwanee Rvr., FL
- (= *Sphyrna*) *elongatus* (LERICHE, 1910) - Rupelian: Mainzer Becken, W Germany; N. Germany; Netherlands; Belgium; Stampian: Paris Basin; Olig.: Szczecin, Poland; Olig. and Mio.: Bottoms Bridge, VA; Mio.: Ishikawa, Japan;
- *egertoni* (AGASSIZ, 1843B) – Early and Middle Miocene: Baja California, Mexico; Mio.: Kern Co., Westmoreland Co., VA; CA; AL; FL; Chesapeake Bay; Sabinata, Panama; Africa; Caribbean; Ecuador; Europe; Japan; Sumatra
- *falciformis* (BIBRON, 1839)*: Aquitain, Burdiglian and Serravallian: Miocene: Beaufort Co., NC; Oligocene and Pliocene: Baja California, Mexico
- *frequens* (DAMES, 1883) (= *Isogomphodus*?): Upper Eocene: VA; MD; Fayum, Egypt; Priabonian: Jordan;
- *galapagensis* (SNODGRAS & HELLER, 1905)*: Late Mio. and Plio.: Baja California, Mexico
- (= *Negaprion*) *gibbesi* (WOODWARD, 1889): Eoc.: Chesapeake Bay, AL, NC, Egypt; Lutetian: VA; MD; Olig.: Onslow Co., NC; Berkeley Co., SC; Low. Mio.: Craven Co., NC
- *gilmorei* (LERICHE, 1942): Lutet.: Pamunkey River, VA
- *Isodon* (VALENCIENNES, 1839)*: Miocene, Beaufort Co., NC; Polk Co., FL
- *Leucas* (VALENCIENNES, 1839)*: Mio.: Alachua Co., FL; Late Miocene and Plio.: Beaufort Co., NC; Baja



California, Mexico; Pleist.: Hillsborough Co, FL

- *limbatus* (VALENCIENNES, 1839)*: Low.Mio.: Kent Co., DL; Mio.: Kern Co., CA; Polk Co, FL; Sumatra; Late Mio. and Plio.: BajaCalifornia, Mexico; Plio.: Red Point, Tobago; Pleist.: Hillsborough Co, FL; Jamaica
- (= *Pterolamiops*) *longimanus* (POEY, 1861)*: Pliocene: Ridgeville, SC; Beaufort, Co., NC; CA; FL; Caribbean; Peru; Spain
- *macloiti* (MÜLLER & HENLE, 1839)*: Miocene: Alachua Co., FL; Beaufort Co., NC; Chesapeake Bay
- *marçaisi* (ARAMBOURG, 1952): Lutetian: Gantour, Morocco
- *obscurus* (LASUER, 1818)*: Lower Miocene: Cuba; Mio.: Alachua Co., FL; Sacaco, Peru; Plio.: Beaufort Co., NC; Baja California, Mexico; Pleist.: Hillsborough Co, FL
- *perezi* (POEY, 1876)*: Low. Mio.: Kent Co., DL; Cuba; Mid. Miocene: Alachua Co., FL; Cuba; Mio. and Plio.: Beaufort Co., NC
- *porosus* (RANZANI, 1839)*: Pliocene: Baja California, Mexico;
- *plumbeus* (NARDO, 1827): Mio. and Plio.: Beaufort Co., NC; Pleist.: Hillsborough Co, FL
- *priscus* (AGASSIZ, 1843): upper Lower Maastr.: NE Germany; Early and Middle Miocene: Baja California, Mexico; Lan.: Loupian, France; Tor.: Cacela Velha, Portugal; Mio.: Calvert Co., MD; NJ; Loupian, France; Ishikawa, Japan; Sabinata, Panama; Ecuador; Africa; Pliocene: Belg.
- *Sealei* (PIETSCHMANN 1916)*: Miocene: Alachua Co., FL
- *signatus* (POEY, 1868): Upper Olig.: BajaCalifornia, Mexico
- *ssp.*: Lutet.: Bracklesham, England; Priabonian: Fayum, Egypt; W Pakistan; Stampian: Paris Basin, France; Olig. and Mioc.: CA; FL; MD; NJ; SC; TX; Baja California, Mexico; Mio.: Victoria, Australia; Ishikawa, Japan; Seville, Spain; Barbados; Cuba; Ecuador; France; Indonesia; Mexico; Portugal; Thailand; UpperMio.: Liessel, Neth.; Low.Plio.: Araya, Venezuela; Plio.: Fukushima, Japan; Pleist.: Orange Co., CA
- WOODWARDI (LERICHE, 1905): Eocene: Belg.

Danogaleus

- *gueriri* NOUBHANI & CAPPETTA, 1997: Danian: Morocco

Eogaleus

- *bolcensis* CAPPETTA, 1975: Ypresian: Monte Bolca, Italy

Galeocerdo

- *acutus* STORMS, 1895: Oligocene: Belg.; Mio.: Kern/Mendicino Co., CA
- *aduncus* AGASSIZ, 1843B: middle Eocene, Kutch, W India; Upper Eocene: Europe; Rupelian: Mainzer Becken, W Germany; Late Rupelian: Belgium; Stampian: Paris Basin; Olig.: Summerville, SC;



Langhian: Loupian, France; Low. Mio.: Kent Co., DL; NW Venezuela; Early - Late Miocene: Baja California, Mexico; middle Miocene: Chubut, Argentina; Mio.: Stratford Hall, VA; Beaufort Co., NC; MD; Chesapeake Bay; Kern Co., CA; FL; Ishikawa, Japan; Sabinata, Panama; India; Portugal; Victoria, Australia; Belg.; Caribbean; Miste, Neth.; Ecuador; Switzerland; Zaire; Aquitain, Burdiglian and Serravallian: Malta; Upper Mio.: Liessel, Neth.; Plio.: Japan

– *alabamensis* LERICHE, 1942: Eocene: Clarke/Tallahata Co., AL; Oligocene: FL; Onslow Co., NC

– *casei* MÜLLER, 1999: Mio.: Bottoms Bridge, VA; NC

– *clarkensis* WHITE, 1956: Lut.: Nachitoches Pa., LA; Eoc.: Clarke/Tallahata Co., AL; Wilkinson Co., GA

– (= *Physogaleus*) *contortus* GIBBS, 1849: Olig.: Lake Co., FL; Berkeley Co., SC; Chattian: Baja California, Mexico; Middle Miocene: Cuba; Miocene: Beaufort Co., NC; Westmoreland Co., VA, Kern Co., CA; FL; MD; Sabinata, Panama; Ica, Peru; Malta; Sumatra

– *Cuvier* (PERON & LASUER, 1822)*: middle Eocene, Kutch, W India; Upper Eocene: Europe; Mio. and Pliocene: Alachua Co., FL; Beaufort Co., NC; Ridgeville, SC; Piankutan River, VA; CA; Mombassa, Kenya; Italy; Baja California, Mexico; Sumatra; NE Venezuela; Pleist.: Hillsborough Co., FL; Ishikawa, Japan; Celebes

– *eaglesomi* WHITE, 1955: Eocene: Duplin County, NC; Egypt; Guieau-Bissau; Nigeria; Togo; Tunisia; Middle Eocene: North Carolina, USA;

– *latidens* AGASSIZ, 1843: Ypresian: Paris Basin; VA; MD; India; Lut.: Baja California, Mexico; Nachitoches Pa., LA; Craven Co., TX; Gantour, Morocco; Kizylkum Desert, Uzbekistan; Ahotoe, Togo; England; Paris Basin; Vald'Oise, France; VA; MD; Pamunkey River, VA; North Carolina, USA; Himachal Pradesh, Solan District; N. India; Bartonian: Baja California, Mexico; England; Paris Basin; Priabonian: Jordan; NW Germany; Eoc.: Duplin Co., NC; Chesapeake Bay; AL; Vlaanderen, Belg.; Lee-on-the-Solent, England; Priabonian: Fayum, Egypt; W Pakistan; Wilkinson Co., GA;

– *mayumbensis* DARTEVILLE & CASIER, 1943: Miocene: Alachua Co., FL; NC; Cabinda, Angola; Congo

– *semilevis* VONDRA, 1967: Upper Eoc.: Oshushun, Nigeria; Egypt

– *ssp.*: Lut.: Vald'Oise, France; Priabonian: Jordan; Olig.: Baja California, Mexico; Eocene?: Madagascar; Late Miocene and Early Pliocene: NE Venezuela

Isogomphodon

– (= *Carcharhinus*) *acuarius* (PROBST, 1879): Low and Mid. Mio.: Craven Co., NC; Alachua Co., FL; Loupian, France; Germany; Mio.: Portugal

– *caunellensis* CAPPETTA, 1970: Upper Miocene: Montpellier, France

– *LERICHEI* (DARTEVILLE & CASIER, 1948): Miocene: Malembe, Cabinda; Bololo, Zaire



Loxodon

- sp.: Miocene: Stafford Co., VA

Misrichthys

- stromeri CASE & CAPPETTA, 1990: Middle – Upper Eoc.: Fayum, Egypt; Priabonian: Jordan;

Nasolamia

- velox (GILBERT, 1898)*: Pliocene: Baja California, Mexico

Negaprion

- amekiensis WHITE, 1906: Eoc.: Nigeria
- brevirostris (POEY, 1868)*: Lower Miocene: Cuba; Pliocene: Baja California, Mexico;
- eurybathrodon (= brevirostris in part., kraussi) (BLAKE, 1862): Middle Eocene: North Carolina, USA; Priabonian: W Pakistan; Wilkinson Co., GA; Low. Mio.: Loupian, France; Mio: Stratford Hall, VA; FL; MD; SC; Chesapeake Bay; Mizunami, Japan; Australia; Europe; Ecuador; Panama; Sumatra; Aquitain; Burdiglian, Serravallian and Messinian: Malta; Mio. and Plio.: Beaufort Co., NC; Baja California, Mexico; Venezuela; Pleist.: Hillsborough Co., FL
- fronto (JORDAN & GILBERT, 1882): Early – Late Miocene: Baja California, Mexico;
- ssp.- Lutet.: Baja California, Mexico; Barton.: Baja California, Mexico; Eoc.: GA; SC; Olig. and Mio.: Baja California, Mexico; Low. Mio.: Kent Co., DL; Mio.: CA, NC; Plio.: Peru

Physogaleus

- (= *Physodon*) americanus CASE, 1994: Thanet. and Ypres.: Meridian, Mississippi;
- aralensis: Mio.: Kazakhstan
- cappetti KOZLOV: Eocene: Mangyshlak, Kazakhstan
- kurganensis KOZLOV: Priabonian: Kurgan, Kazakhstan
- latecuspidatus MÜLLER, 1999: Mont - Ypres.: East USA; Lutet.: Pamunkey River, VA
- latus (STORMS, 1894): Upper Eocene: NW Germany; Rupelian: Mainzer Becken, W Germany; N. Germany; Netherlands; Belgium; Stampian: Paris Basin; Chattian: Mangyshlak; Ustyurt; N. Prearalie; Oligocene: Mangyshlak, Kazakhstan; Szczein, Poland; Olig. and Mio.: Bottoms Bridge, VA; Baja California, Mexico; Miocene: Beaufort Co., NC; Montpellier, France
- rosehillensis CASE, 2000: Middle Eocene: North Carolina, USA;
- secundus (= *Galeorhinus minor*) (WINKLER, 1874): Thanet.: Belgium; Late Thanetian: Paris Basin; Thanet. and Ypres.: Meridian, Mississippi; Baja California, Mexico; Ypres.: Stafford County, VA; MD; Egem, Belg.; Burnham, England; Paris Basin; Lower and Upper Ypres.: Morocco; Lut.: England;



Paris Basin; Guitry, France; Ahotoe, Togo; VA; MD; Morocco; Barbados; Bartonian: England; Paris Basin; Priabon.: NW Germany; England; Eoc.: Chesapeake Bay; San Diego Co., CA; AL; SC; Lower Oligocene: England;

- *springeri* 'KOZLOV': Eocene: Mangyshlak, Kazakhstan; Karagly, Russia; Morocco
- *spp.*: Lutet.: Baja California, Mexico; Barton.: Baja California, Mexico; Priabonian: Jordan; Oligocene: Baja California, Mexico; Early and Middle Miocene: Baja California, Mexico;
- *tertius* (WINKLER, 1874): Thanet. and Ypres.: Meridian, Mississippi; Lut.: England; Balegem, Belg.; Kizylkum Desert, Uzbekistan; Ypres.: England; Ouled Zem, Morocco; Nigeria; Togo; Barton.: England; Middle - Upper Eoc.: Fayum, Egypt; Upper Eocene: NW Germany; Olig.: Kullus, Kazakhstan

Prionace

- *glauca* (LINNAEUS, 1758)*: Plio.: San Diego Co., CA; Baja California, Mexico; Sacaco, Peru; Europe

Rhizoprionodon

- (= *Loxodon*, *Scoliodon*) *acutaus* (RUPPEL 1837)*: Miocene: Beaufort Co., NC
- *fischeuri* JOLEAUD, 1912: Olig.: Lake Co., FL; Tortonian: Cacela Velha (Algarve), Portugal; Miocene: Chesapeake Bay; Loupian, France; Belg.
- *ganntourensis* (ARAMBOURG, 1952): Lower and Upper Ypres.: Morocco; Lut.: Kizylkum Desert, Uzbekistan; Morocco; Bart.: Paris Basin; Ronquerolles, France; Eocene: Egem, Belg.; Egypt;
- *longurio* (JORDAN & GILBERT, 1882)*: Plio.: Baja California, Mexico; Pleist.: Orange Co., CA
- *spp.*: Ypres.: Stafford Co., VA; Sheppey, England; Lutet.: Jordan; Lutet.: Bracklesham, England; Eocene: Madagascar?; Clarke/Monroe Co., AL; Middle - Upper Eoc.: Fayum, Egypt; Barton.: Baja California, Mexico; Priabonian: Baja California, Mexico; Jordan; W Pakistan; Stampian: Paris Basin; Oligocene: Baja California, Mexico; Early Miocene: Kent Co., DL; NW Venezuela; Early - Late Miocene: Baja California, Mexico; Mio.: Beaufort Co., NC; Lower Pliocene: NE Venezuela; Plio.: Kallo, Belg.
- *taxandriae* (LERICHE, 1926): Burdiglian and Serravallian: Malta; Upper Miocene: Loupian, France; Belg.; Ecuador
- *terraenovae* (RICHARDSON, 1836): Upper Eoc.: Twiggs Co., GA; Priabonian: Jordan; GA, U.S.A.; Miocene: Beaufort Co., NC; Alachua Co., FL; Upper Mio.: Surry Co., VA; Driftwood Beach, MD; Pleist.: Hillsborough Co., FL

Tingalaeus

- *dakkai* CAPPETTA, 1983: Thanetian: Ouarzazate, Morocco

Triaeonodon

- *obesus* (RUPPEL, 1835)*: Low. Miocene: Beaufort Co., NC



Abkürzungsverzeichnis:

v.l.n.r.	von links nach rechts
v.l.o.n.r.u.	von links oben nach rechts unten
Slg.Nr.	Sammlungsnummer
CVA	Canonical Variates Analysis
EDMA	Euklidische Distanz Matrix
FEM	Methode der finiten Elemente
PCA	Principal Components Analysis
GPA	Generalized Procrustes Analysis
GRF	Generalized Resistant-Fit
SPCA	Sheared Principal Components Analysis
Z_i	Pixelmatrix der Zahnabbildung
v_i	Merkmalsvektor zur Zahnabbildung Z_i
C_j	Variablentupel das einen Ast der Sternform einer Zahnabbildung parametrisiert
\vec{r}_j	Element von C_j , Richtungsvektor einer Verästelung
w_j	Element von C_j , Skalar der Krümmung von j zu $(j+1)$
m_j	Element von C_j , Skalar der Massivität
z_i	Tupel von Variablen die einen Objektpunkt charakterisieren
z_0	Zentraler Punkt des Zahnobjektes mit Maximalwert der Distanztransformation
r_{zi}	Radiuskoordinate des Punktes z_i
φ_{zi}	Winkelkoordinate des Punktes z_i
x_{zi}	kartesische x-Koordinate des Punktes z_i
y_{zi}	kartesische y-Koordinate des Punktes z_i
d_{zi}	Wert der Distanztransformation am Punkt z_i
\vec{e}_{zi}	Einheitsvektor zur kartesische Koordinate von z_i
R_j	Bezeichnung Ring. Menge von Objektpunkten z_i mit einer Radiuskoordinate ähnlich dem Radiusparameter des Rings
r_j	Radiusparameter des Rings R_j
$z_i^{R_j}$	Objektpunkte die Elemente von R_j sind
z_i^{\max}	Objektpunkte die nach der Distanztransformation ein lokales Maxima abbilden
δ_{R_j}	Eindimensionale Eingabemenge für den Algorithmus „Peakfinder“, abgeleitet von R_j
N_{Ringe}	Anzahl R_j bzw. $j=1, \dots, N$ Ringe
K	Cluster von Punkten z_i^{\max}
G_i	Randkontur der Pixelmatrix Z_i
A_j	Konturabschnitt zur Verästelung C_j
k_j	Konturvektor, berechnet sich durch Normierung des Konturabschnitt A_j



Eigenständigkeitserklärung

Hiermit versichere ich, dass die vorliegende Arbeit ohne unzulässige Hilfe und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt, und dass die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommenen Gedanken in der Arbeit als solche kenntlich gemacht wurden. Alle Personen, von denen bei der Auswahl und Auswertung des Materials sowie bei der Herstellung des Manuskripts Unterstützungsleistungen erhalten wurden, sind namentlich genannt. Außer den in der Arbeit Genannten waren keine weiteren Personen bei der geistigen Herstellung der vorliegenden Arbeit beteiligt. Insbesondere haben keine Personen von dem Bewerber oder in seinem Auftrag weder unmittelbar noch mittelbar geldwerte Leistungen für Arbeiten erhalten, die im Zusammenhang mit dem Inhalt der vorgelegten Dissertation stehen. Es wird weiterhin versichert, dass die vorgelegte Arbeit weder im Inland noch im Ausland in gleicher oder in ähnlicher Form einer anderen Prüfungsbehörde zum Zwecke einer Promotion oder eines anderen Prüfungsverfahrens vorgelegt und in ihrer Gesamtheit noch nicht veröffentlicht wurde. Es haben keine früheren erfolglosen Promotionsversuche stattgefunden.

Leipzig der 07.03.2014

Ronny M. Leder





Name: Ronny Maik Leder

Geburtstag: 30.03.1977

Geburtsort: Ilmenau

Beruflicher Werdegang

2005-2014

wissenschaftlicher Mitarbeiter, Forschungstätigkeit am Institut für Geophysik & Geologie der Universität Leipzig, Fachbereich Paläozoologie & Geologisch-Paläontologische-Sammlung (GPS)

2006-2014

Honorarwissenschaftler am Museum der Westlausitz Kamenz

Forschungstätigkeit im Fachbereich der Allgemeinen Paläontologie und Paläobotanik, Anleitung von Mitarbeitern im Fachbereich, Organisation von wissenschaftlichen Grabungen und Exkursionen, Sammlungsbetreuung, Präparation und Konservierung fossiler Belege, Publikationstätigkeit, Vorträge, Planung und Umsetzung von Ausstellungen

2009-2013

Projektleitung, wissenschaftliche, logistische Planung und Umsetzung der großen Sonderausstellung "Tropenparadies Lausitz? Klimawandel im Tertiär." am Museum der Westlausitz Kamenz. Projekt gefördert durch die Deutsche Bundesstiftung Umwelt, die Vattenfall Mining Europe AG und die Stefan Schmidt Gruppe.

Studium

2008 - 2014

Doktorand am Institut für Geophysik & Geologie der Universität Leipzig: "Morphometrische Analyse der Kieferbezeichnung fossiler wie rezenter carcharhinider Selachier

04.2009

Aufnahme ins Graduiertenstudium für Doktoranden der Fakultät für Physik und Geowissenschaften Universität Leipzig, Stipendiat Sächsisches Landesstipendium

09.2008 - 11. 2008

Forschungsaufenthalt am Florida Museum of Natural History University of Florida Gainesville, Untersuchung rezenter und fossiler Haie der Familie der Carcharhinidae, Forschungsstipendium des DAAD

08. 2008 - 09.2008

Forschungsaufenthalt am Smithsonian Institut Washington DC; Untersuchung rezenter und fossiler Haie der Familie der Carcharhinidae, Forschungsstipendium des DAAD

WS 2000-SS 2005

Studium der Geologie-Paläontologie am Institut für Geophysik & Geologie der Universität Leipzig

Abschluß: Diplom-Geologe

Diplomarbeit: "Eozäne Charchariniden und Triakiden (Elasmobranchii) der Krim und Kasachstans",

Abschlussnote: 1,2

08.2004-09.2004

Diplomkartierung Haute Provence/Frankreich; Rohstoffexploration und geologische Kartierung im Auftrag der Firma Knauf Gips KG Iphofen, Kartiergebiet La Motte du Caire, Alpes de Haute Provence, Gutachter: Dr. M. Reimann (Fa. Knauf Iphofen), Prof. Dr. W. Ehrmann (IfGG Uni Leipzig)

03.2001-04.2001

Studienreise Annapurna Range Nepal; Alpinismus und Hochgebirgsgeologie

SS 1997-SS 2000

Studium der Biologie an der Universität Leipzig

WS 1996-SS 1997

Studium der Biologie an der Martin-Luther-Universität Halle-Saale

Wehrdienst

10.1995-08.1996

Grundwehrdienst Gebirgsjägerbataillon 233 Mittenwald

Schulausbildung

09.1991-07.1995 Prof. Carl Fiedler-Gymnasium, Suhl; Mathematisch-Naturwissenschaftliches-Gymnasium

Abschluss: Allgemeine Hochschulreife

Abschlussnote: 1,7

09.1983-07.1991

15. Polytechnischen Oberschule "Karl Marx", Suhl